

SÉRIE A, n° 1349
N° D'ORDRE : 2218

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marien CLÉMENCET

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des
Ascomycètes hypogés. — Les Elaphomycétacées.

2^e THÈSE. — Zoologie : Les organes symbiotiques chez les Insectes. —
Géologie : Trilobites.

24 FEV 1932

Soutenues le

, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD *Président*

DEREIMS } *Examineurs*
PICARD }

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

—
1932

SÉRIE A, n° 1349

N° D'ORDRE : 2218

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marien CLÉMENCET

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des
Ascomycètes hypogés. — Les Élapomycétacées.

2^e THÈSE. — Zoologie : Les organes symbiotiques chez les Insectes. —
Géologie : Trilobites.

Soutenues le _____, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD	<i>Président</i>
DEREIMS	} <i>Examineurs</i>
PICARD	

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

—
1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires
(H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.
EMILE PICARD.
RÉMY PERRIER.

E. GOURSAT.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
N.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. JANET.....	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT.....	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.
Jean PERRIN.....	Chimie physique.
L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN.....	Chimie générale.
L. MARCHIS.....	Aviation.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théorie des transformat
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FADRY.....	Physique.
R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
Charles PÉREZ.....	Zoologie.
E. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANCEARD.....	Botanique.
Léon BERTRAND.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
G. JULIA.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
V. AUGER.....	Chimie appliquée.
P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB.....	Géologie.
P. PASCAL.....	Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN.....	Théories physiques.
E. ESCLANGON.....	Astronomie.
H. BÉNARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN.....	Minéralogie.
L. BLARINGHEM.....	Botanique.
A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY.....	Méthématiques générales.
A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.).

E. PÉCHARD.....	Chimie (Enst. P. C. N.).
A. GUILLET.....	Physique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY.....	Pétrographie.
A. DEREIMS.....	Géologie.
H. MOUTON.....	Chimie physique.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.
A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.
G. BRUHAT.....	Physique.
F. PICARD.....	Zoologie (Evol. des êtres organ.).
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabil. et Physique mathémat.

M ^{me} RAMART-LUCAS.....	Chimie organique.
BÉGHIN.....	Méc. théor. des fluides.
FOCH.....	Méc. expér. des fluides.
PAUTHENIER.....	Physique (P. C. N.).
VILLEY.....	Mécan. phys. et expér.
De BROGLIE.....	Théories physiques.
LABROUSTE.....	Physique du Globe.
FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
PRENANT.....	Zoologie.
P. JOB.....	Chimie générale.
CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
BOURQUEL.....	Chimie (P. C. N.).
COMBES.....	Sciences nat. (P. C. N.).
GARNIER.....	Mécanique rationnelle.

Secrétaire.....

A. PACAUD.



Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des Ascomycètes hypogés

Les Elaphomycétacées

par Marien CLÉMENCET

PRÉFACE

Avant d'exposer les résultats de nos observations, nous voulons exprimer ici toute notre gratitude envers notre maître, M. le Professeur P.-A. DANGEARD.

Par l'accueil si bienveillant que nous avons reçu dans son laboratoire de la Sorbonne, par l'intérêt qu'il n'a cessé de nous témoigner, par les précieux conseils qu'il nous a prodigués, ce maître, après nous avoir orienté dans nos recherches, nous a mis dans la possibilité de les continuer et de les mener à bonne fin.

D'autre part, nous n'aurions garde d'oublier tout ce dont nous sommes redevable à M. Léon DUFOUR, ancien directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, qui, au cours des promenades en forêt, éveilla le premier, notre intérêt pour la Mycologie. Qu'il veuille bien accepter l'hommage de notre reconnaissance, d'autant plus que c'est à lui que nous devons d'avoir connu les Champignons dont l'étude fait le sujet de ce mémoire.

Nous prions aussi MM. Pierre DANGEARD et S. BUCHET, assistants, de vouloir bien accepter nos remerciements pour les conseils et les suggestions dont nous a fait profiter leur expérience.

Nous remercions également MM. JOACHIM et MALENÇON qui, à plusieurs reprises ont bien voulu contrôler nos déter-

minations, ainsi que MM. R. MASSACRIER et R. VÉRON qui ont eu l'obligeance de nous aider pour la partie mathématique.

Enfin nous ne saurions trop dire toute l'aide et la sympathie que nous avons trouvées auprès de nos camarades du Laboratoire de Botanique de la Sorbonne : M^{me} LECHTOVA-TRNKA, MM. R. KUHNER, P. GAVAUDAN et B. VARITCHAK.

INTRODUCTION

« Il est peu de Champignons dont les auteurs aient plus souvent fait mention que celui indiqué par LINNÆUS sous le nom de *Lycoperdon cervinum* » écrivait TULASNE en 1841.

En effet, sans remonter à THÉOPHRASTE qui en aurait le premier signalé l'existence, ou, aux savants du moyen-âge qui le considéraient comme un aphrodisiaque, l'*Elaphomyces cervinus* est fréquemment cité, sous des noms différents dans les ouvrages des botanistes de la première moitié du siècle dernier.

PERSOON, qui, en 1797 le séparait des *Lycoperdon* sous le nom d'*Hypogaeum* l'y réunissait de nouveau dans son « *Synopsis* » (1801).

CHEVALLIER (1826) lui donna le nom de *Phymatium*, WALLROTH de *Ceraunion*, CORDA, de *Ceratogaster* et de *Phlyctospora*, etc. C'est NEES VON ESENBECK qui en 1820 lui attribua le nom d'*Elaphomyces* qui a prévalu. Le type était l'*Elaphomyces cervinus* LINNÉ.

VITTADINI dans ses « *Monographia* » [93-94] décrivit un certain nombre d'espèces dont plusieurs n'ont jamais été retrouvées depuis. En outre, il donna un aperçu de l'organisation des *Elaphomyces* et en particulier découvrit leur nature ascosporee.

Les TULASNE dans un article paru en 1841 [88], puis dans leur monumental travail « *Fungi hypogaei* » [91] en même temps qu'ils décrivaient quelques espèces nouvelles : *Elaphomyces cyanosporus*, *Leveillei*, abordaient l'étude du développement des *Elaphomyces*.

Mais c'est surtout DE BARY [1,2,3] qui étudia

l'anatomie et le développement du périthèce chez l'*E. ceruinus*.

REESS en 1885-1887 publia le résultat de ses recherches sur les relations des jeunes périthèces et les mycorhizes des arbres forestiers. Il put découvrir de très jeunes stades d'*Elaphomyces*.

HESSE en 1894 dans ses « *Hypogaeen Deutschlands* » [54] décrit quelques espèces nouvelles et donna la description de germination des spores. Ce travail contient de telles inexactitudes qu'il est difficile d'utiliser ses observations.

Citons encore les travaux descriptifs de BATAILLE [4] et de DODGE [25].

Quant à la place à assigner aux Elaphomycétacées dans la classification, elle a souvent varié suivant les époques et les auteurs.

Nous avons vu que, se basant sur la nature pulvérulente de la gleba, LINNÉ les classait avec les Lycoperdons.

Bien qu'il y ait trouvé des asques, c'est encore au voisinage des *Scleroderma* que VITTADINI les maintient.

En raison de leur station hypogée et de la présence d'asques, TULASNE les rapproche des Tubéracées.

Quoi que des ouvrages relativement récents maintiennent ce rapprochement, l'opinion qui a prévalu et qu'on trouve représentée dans les ouvrages tels que ceux d'ENGLER et PRANTL [28] et de GAÜMANN [41] les éloigne complètement de cette dernière famille. On s'accorde à les placer avec un certain nombre de petites familles (Trichocomacées, Onygénacées, Terféziacées) dont le caractère commun est, actuellement, surtout d'être à peu près inconnu au point de vue cytologique et mal connu au point de vue anatomique. Ces champignons seraient les termes les plus évolués du groupe des Plectasci-nées ou Plectascales qui contient les *Aspergillus*, les *Penicillium* et les *Penicilliopsis*.

Il est évident qu'un caractère tel que l'adaptation à la

vie souterraine ne peut servir à préciser les affinités d'une famille puisqu'il se manifeste dans des groupes très différents : les Endogonacées chez les Zygomycètes, les Hyménogastées chez les Gastéromycètes, enfin à plusieurs reprises chez les Ascomycètes puisque l'étude cytologique a montré que les Tubéracées se rapprochaient des Discomycètes alors que les Elaphomycétacées et les Terféziacées sont placées au voisinage des Aspergillées et des Pénicillées.

Comme aucune recherche cytologique n'avait été entreprise sur cette famille des Elaphomycétacées depuis que les travaux de P.-A. DANGEARD étaient venus modifier toutes nos conceptions sur la sexualité des Ascomycètes, nous avons entrepris, sur les conseils de notre maître, l'étude tant du développement que de la structure de quelques espèces du genre *Elaphomyces*.

Nous nous sommes heurté à de nombreuses difficultés et si, en ce qui concerne l'étude du noyau, nous avons pu en partie les surmonter il n'en est pas de même de celle du cytome dont nous n'avons jamais pu déceler la présence.

Néanmoins, si nous n'avons pas la prétention de considérer notre travail comme définitif mais bien plutôt comme une amorce en vue de recherches ultérieures, nous pensons que malgré ses lacunes et ses omissions il pourra contribuer à éclaircir l'histoire encore si peu connue du développement du périthèce et de l'évolution nucléaire dans cette famille d'Ascomycètes en même temps qu'il permettra de préciser ses affinités avec les autres groupes.

TECHNIQUE

Notre technique est extrêmement simple, nous n'avons fait qu'appliquer les méthodes courantes de l'histologie.

La plupart de nos observations ont porté sur du matériel fixé, cependant nous avons essayé quelques observations sur le vivant.

1^o OBSERVATIONS VITALES ET POSTVITALES.

Pour l'étude du vacuome, nous avons employé divers colorants vitaux : rouge neutre, bleu de crésyl, bleu de toluidine, bleu de Nil, etc.

Nous avons mis en évidence les huiles (ergastome) au moyen de solutions d'acide osmique à 1 %.

2^o OBSERVATIONS APRÈS FIXATION.

a) *Fixation.* — Nous avons employé avec des succès différents divers fixateurs : Bouin, Regaud, Flemming, Brazil, chromo-acétique, formol, alcool absolu, etc... Les fixateurs qui nous ont donné de beaucoup les meilleurs résultats, sont les mélanges à base de formol et d'acide picrique.

Nous avons pu constater que dans la formule du Bouin classique (solution saturée d'acide picrique, 15 cme., formol à 40°, 5 cme., acide acétique, 1 cme.) on peut diminuer de beaucoup la teneur en acide acétique sans nuire à la bonne fixation des noyaux. Dans le cas des Elaphomycétées, les fixateurs à l'acide osmique sont à déconseiller car ils dé-

terminent d'abondantes précipitations qui masquent toute autre formation cellulaire.

Presque toutes nos fixations ont été effectuées dans le vide relatif obtenu par la trompe à eau.

b) *Inclusion*. — L'usage de l'alcool isoamylique ou de l'essence de cèdre comme milieu intermédiaire ne nous a pas semblé présenter d'avantage sur le xylol ou même le benzène.

Le séjour dans la paraffine à 55-57°, renouvelée trois ou quatre fois, doit être assez long, vingt-quatre heures au minimum et peut être prolongé sans inconvénient.

c) *Coloration*. — Nous avons surtout utilisé deux méthodes de coloration répondant à des besoins différents.

1° La méthode rapide de DUBOSCQ :

Séjour de quelques minutes dans une solution aqueuse à 1 % de Fuchsine basique (Magenta).

↳ Lavage rapide à l'eau.

Passage de quelques secondes dans une solution saturée d'acide picrique contenant 0,5 % de Carmin d'Indigo.

Différenciation rapide à l'alcool absolu.

Passage au Xylol et montage au baume du Canada.

Cette triple coloration nous a donné de médiocres résultats pour l'observation des phénomènes nucléaires, mais, en revanche, des colorations topographiques de toute beauté. Grâce à elle nous avons pu aussi suivre l'évolution des membranes sporiques.

2° L'Hématoxyline de HEIDENHAIM :

Séjour prolongé dans une solution d'Hématoxyline à 1 % après mordantage à l'alun de fer ammoniacal à 4 %.

Nous avons fait toutes nos observations nucléaires sur des préparations colorées par cette méthode classique.

Nous avons quelquefois employé, après fixation au FLEMMING, la triple coloration de FLEMMING ou une variante abrégée de celle-ci (Solution aqueuse de Violet Cristal, dissolution d'Orange G. dans l'essence de girofle).

TERMINOLOGIE

Avant d'aborder successivement l'étude des *Ascoscleroderma* et des vrais *Elaphomyces*, nous rappellerons brièvement, afin de ne pas nous répéter inutilement la terminologie qui s'applique à tous les Elaphomycétacées.

Le périthèce d'un *Elaphomyces* comprend une enveloppe stérile, le *peridium* enveloppant une région centrale fertile, la *gleba*.

Macroscopiquement on peut déjà distinguer dans le *peridium*, deux régions : L'une externe, superficielle, lisse ou verruqueuse suivant les espèces, généralement sèche et mince, colorée, prenant sur le sec une consistance ligneuse est désignée sous le nom de *voile*. La région interne du *peridium*, le *cortex*, est presque toujours plus épaisse et charnue. Quant à la *gleba* mélange d'asques, d'hyphes ascogènes et de filaments stériles, composant le *capillitium*, elle est séparée du cortex par une couche de filaments stériles, parallèles qui envoient des dissépinements divisant la *gleba* en différentes loges.

Enfin le périthèce est souvent enveloppé par une *crusta*, gangue terreuse ou radicellaire, à laquelle concourent, en proportion très variable suivant les espèces et les individus, le mycélium du champignon et des racines d'arbres.

On pourra peut-être s'étonner que nous ayons donné la préférence à cette terminologie, usitée par F. BATAILLE [4] dans sa petite flore des tubéroïdées d'Europe plutôt qu'à celle de VITTADINI, qu'ont rendue classique les beaux travaux des frères TULASNE.

Dans cette dernière nomenclature la région la plus extérieure du *peridium* est le *cortex*, la région interne étant le

peridium proprement dit. C'est ce double sens du mot péri-dium, qui désignerait à la fois le tout et la partie, que nous avons voulu éviter en employant la présente terminologie, d'ailleurs plus en accord avec celle qui a cours pour les autres champignons.

CLASSIFICATION

La classification des *Elaphomyces*, due à VITTADINI [93] est basée sur la structure du cortex et l'ornementation du voile. Elle a été complétée récemment par C.-W. DODGE dans son travail *The Higher Plectascales* [25].

Cependant, pour des raisons que nous exposerons à diverses reprises au cours de cette étude, nous pensons qu'il est légitime de séparer du genre *Elaphomyces* les espèces qui, comme l'*Elaphomyces cyanosporus* (TULASNE), possèdent une base stérile distincte et, par conséquent, d'élever au rang de genre la sous-section *Phlyctospora* où DODGE range ces espèces.

D'autre part le genre *Phlyctospora*, créé par CORDA pour le *P. fusca* auquel ZOBEL avait abusivement réuni l'*E. Persooni* VITTADINI ne correspond pas à ce nouveau genre puisque BECK a montré que le *Phlyctospora fusca* n'était pas un Ascomycète mais une Hyménogastree aberrante.

Nous avons pensé faire revivre le nom d'*Hypogaeum* attribué par PERSOON à un champignon qui semble être notre *Elaphomyces cyanosporus*, mais cette espèce est certainement la moins hypogée des *Elaphomyces*. Aussi nous proposons pour ce nouveau genre le nom d'*Ascoscleroderma*. En tenant compte de cette observation la classification des Elaphomycètes devient la suivante ;

Périthèce possédant une base stérile distincte
..... ASCOSCLERODERMA

Cortex mou et charnu.

Sous-genre MALACODERMA.
[VITTADINI].

Pas de Base
stérile.

Cortex dur et ligneux.

Sous-genre SCLERODERMA (1).
[VITTADINI].

ELAPHOMYCES
(NEES VON EISEN-
BECK) *pro parte*.

Voile lisse ou légèrement granuleux.

Section : *Ceratogaster*
[(CORDA) FRIES].

Voile verruqueux ou échinulé.

Section : *Ceraunion*
[(WALLROTH) FRIES].

1. Pour nous conformer à l'usage des auteurs antérieurs, nous avons employé, pour qualifier les *Elaphomyces* à périidium dur, le terme de *Scleroderma*. Mais il est bien entendu que ce dernier ne pourrait en aucune façon être pris pour un nom de genre, puisqu'il sert déjà à désigner un genre bien connu de Basidiomycètes.

PREMIÈRE PARTIE

LE GENRE *ASCOSCLERODERMA* (nov. gen.).

Comme nous l'avons vu plus haut nous réunissons dans ce genre les espèces substipitées d'*Elaphomyces* : *E. Persooni* (VITTADINI), *E. cyanosporus* (TULASNE); *E. faetidus* (VITTADINI). ZOBEL avait déjà fait cette distinction qui ne fut pas maintenue par les auteurs postérieurs. DODGE, en créant sa sous division, *Phlyctospora*, fait remarquer qu'un caractère tel que la présence ou l'absence d'une base stérile suffit d'ordinaire dans les autres groupes de champignons à séparer les genres.

L'étude, tant de l'anatomie que du développement et de la biologie de l'*A. cyanosporum* (*E. cyanosporus* [TULASNE]) nous a révélé de telles différences avec les formes non stipitées d'*Elaphomyces* qu'il nous a paru parfaitement licite de les en séparer.

N'ayant récolté et examiné que l'*A. cyanosporum*, nous ne parlerons ici que de cette espèce. Néanmoins, d'après les descriptions des auteurs, nous pensons que certains caractères, en particulier la structure du péridium, doivent être considérés comme caractéristiques du genre tout entier.

Dans les pages qui vont suivre nous étudierons successivement :

- 1^o la structure du périthèce adulte de l'*A. cyanosporum* ;
- 2^o le développement du périthèce ;
- 3^o le développement de l'asque et son évolution nucléaire ;

4^o le développement des spores et de leur ornementation ainsi que les diverses anomalies que nous y avons observées.

Nous étudierons les intéressantes mycorhizes qu'on trouve dans l'*A. cyanosporum*, avec celles attribuables aux *Elaphomyces* dans un chapitre spécial.

CHAPITRE PREMIER

Structure anatomique de l'*Ascoscleroderma cyanosporum* (TULASNE).

Cette espèce a été décrite, nommée et figurée par les frères TULASNE qui la considérèrent d'abord comme une variété *minor* de l'*Elaphomyces Persoonii* (VITTADINI). C'est sous ce nom qu'ils l'ont brièvement étudiée dans un article des *Annales des Sciences Naturelles* publié en 1841 (88). Plus tard, ils rectifièrent leur détermination et dans leur remarquable « *Fungi hypogei* » (91) ils en firent une espèce nouvelle, l'*Elaphomyces cyanosporus* qu'ils distinguaient de l'*E. Persoonii* par sa taille moindre et par sa base plane au lieu d'être obconique.

Nous avons récolté cette espèce, pendant trois années consécutives en très grande abondance en différents points de la forêt de Fontainebleau où elle paraît commune. On trouve les périthèces du mois de juin au mois de septembre sous les feuilles mortes ou les mousses dans les bois de chênes ou de châtaigniers, dans les bruyères, plus rarement dans les hêtraies.

Ce champignon est assez peu hypogé et même dans certaines stations il devient complètement épigé à la fin de son développement. Il a alors l'apparence d'un petit scléroderme brun noirâtre, souvent déprimé en son centre, présentant des verrues larges et aplaties.

Une coupe permet d'y distinguer à l'œil nu (fig. 1) : un

peridium subéreux montrant sous un voile ténu, deux couches; l'une, périphérique, claire, l'autre, profonde, brune

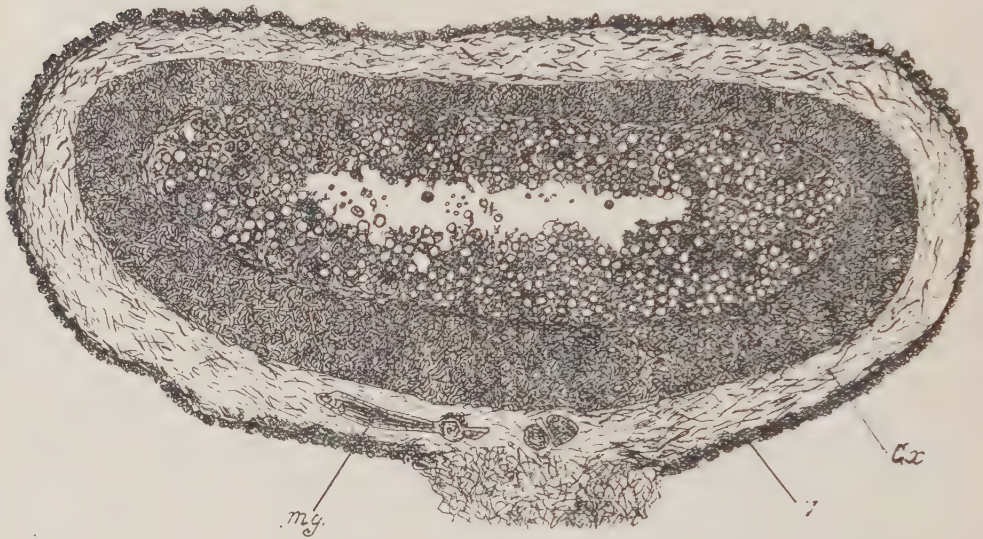


Fig. 1. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Coupe d'un périthèce adulte : Gl. gleba ; V. : voile ; Ci. : cortex interne ; Cx. : cortex externe ; My. : mycorrhize.

est plus développée dans la région basale. Au centre se trouve une gleba d'un beau bleu cendré.

STRUCTURE ANATOMIQUE DU *Peridium*.

Tant en ce qui concerne la constitution du voile que celle du cortex, la structure anatomique du *peridium* est différente de celle que nous trouverons chez les *Elaphomyces*. A notre connaissance elle n'a jamais été décrite.

Le voile est très mince, carbonacé, homogène et à peine différencié. Il n'est guère que la partie superficielle du cortex. Les verrues elles-mêmes ne sont que des squames résultant de la rupture des couches externes du voile. Ce der-

nier est formé de grosses cellules mortes, absolument vides de protoplasme, à parois brunes relativement peu épaisses. La taille des cellules diminue au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la périphérie. En même temps l'individualité des hyphes qui était peu reconnaissable dans les couches superficielles apparaît de plus en plus et on arrive à un tissu formé de filaments parallèles qui passent presque

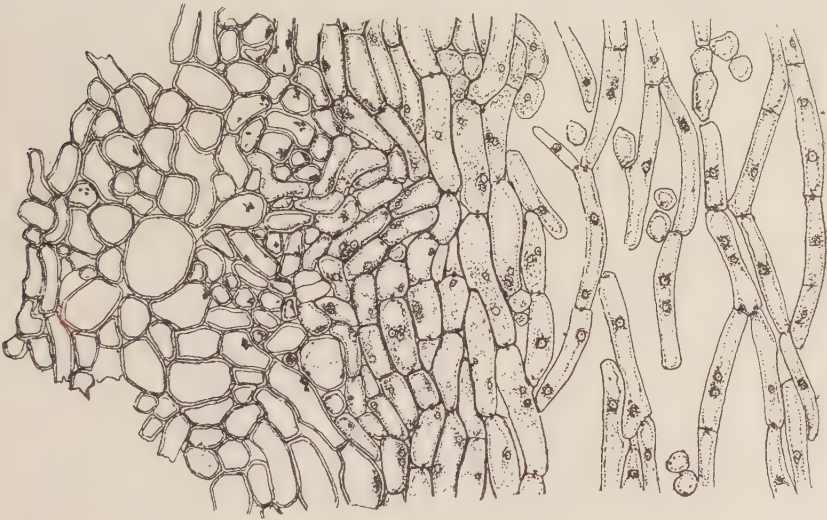


Fig. 2. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Coupe à travers le voile et le cortex externe.

insensiblement à ceux constituant les premières assises du cortex [fig. 2].

Si le voile présente une simplification due sans doute à la station épigée du champignon, la présence d'une base stérile, créant une polarité, détermine, à coup sûr la complication du cortex. Celui-ci, comme nous avons déjà pu nous en rendre compte à l'œil nu, comporte deux couches, l'une externe à peu près également répartie dans toutes les régions du péridium, l'autre interne surtout développée dans la région basale [fig. 1].

La région externe est formée d'un tissu très lacuneux

constitué par des hyphes longs et fins qui s'entrecroisent en laissant entre eux de nombreux et importants méats. Ces hyphes sont peu chromatiques, les cloisons transversales y sont peu distinctes si bien qu'il nous a été impossible de compter le nombre des noyaux dans chaque cellule. Enfin dans la partie inférieure du périthèce ce tissu est parcouru par des mycorhizes dont nous donnerons plus loin la description.

Le cortex interne est formé d'un tissu serré, homogène,

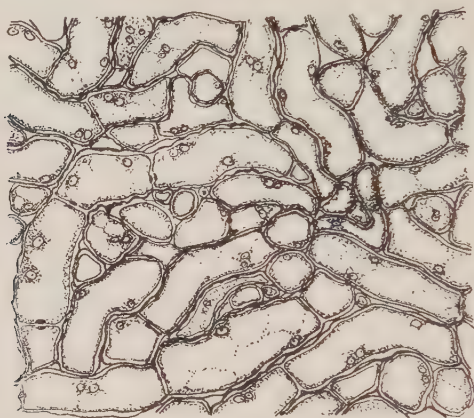


Fig. 3. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Coupe dans la partie interne du cortex.

constitué par des hyphes étroitement entrelacés. Ces cellules sont de grande taille (fig. 3) le protoplasme y forme une mince couche pariétale où se trouvent, fréquemment groupés 2 à 5 noyaux, petits mais bien nucléolés. Les membranes sont assez épaisses, souvent plissées et montrent de fréquentes granulations chromophiles semblables à celles qu'on a décrit chez beaucoup de champignons sous le nom de synapses.

La gleba. — Le cortex est séparé de la *gleba* par un tissu sous-hyménial formé de fins filaments sensiblement paral-

lèles au milieu desquels on rencontre, ça et là, de gros hyphes à paroi épaisse et à contenu fortement chromophile. Cette zone qui joue en quelque sorte, le rôle d'assises nourricières, envoie des dissépiments qui divisent la *gleba* en un grand nombre de logettes contenant les asques.

Les hyphes fins qui constituent les parois des chambres ascigères peuvent être comparés aux paraphyses qu'on trouve chez les Ascomycètes à hyménium. Ce sont eux qui constitueront le *capillitium* lorsque, après la maturité de l'asque, les spores seront mises en liberté. Au milieu du feutrage lache que forment ces fins filaments, on peut reconnaître les hyphes ascogènes à leur diamètre plus considérable, à leurs cellules binucléées montrant un protoplasme plus chromatique. A ce stade il est impossible de distinguer les relations entre les asques et les filaments ascogènes. Les asques sphériques ou ovoïdes peuvent atteindre près de 70 μ de diamètre et contiennent typiquement 8 spores parfaitement sphériques. Les réductions dans le nombre des spores, fréquentes chez beaucoup d'*Elaphomyces* et de *Tuber*, sont ici tout à fait exceptionnelles. Le développement des asques se poursuit pendant un certain temps si bien qu'il n'est pas rare de trouver, dans une même préparation, tous les intermédiaires entre le jeune asque binucléé et l'asque contenant huit spores parvenues à leur pleine maturité. Comme chez tous les Elaphomycétacées, bien qu'à un degré moindre, les asques ne sont pas persistants mais se gélifient précocement. Aussi pour pouvoir observer la *gleba* telle que nous venons de la décrire, il faut s'adresser à des individus qui ne sont pas parvenus à leur complète maturité.

Les spores. — Ainsi que nous l'avons dit plus haut, les spores sont sphériques. Leur diamètre moyen est de 20 μ mais peut varier dans de larges limites. Elles se composent d'une épispore réticulée-cristulée assez mince et d'une endospore épaisse, homogène et hyaline, ne se colorant par aucun des colorants usuels et qui occupe la plus grande

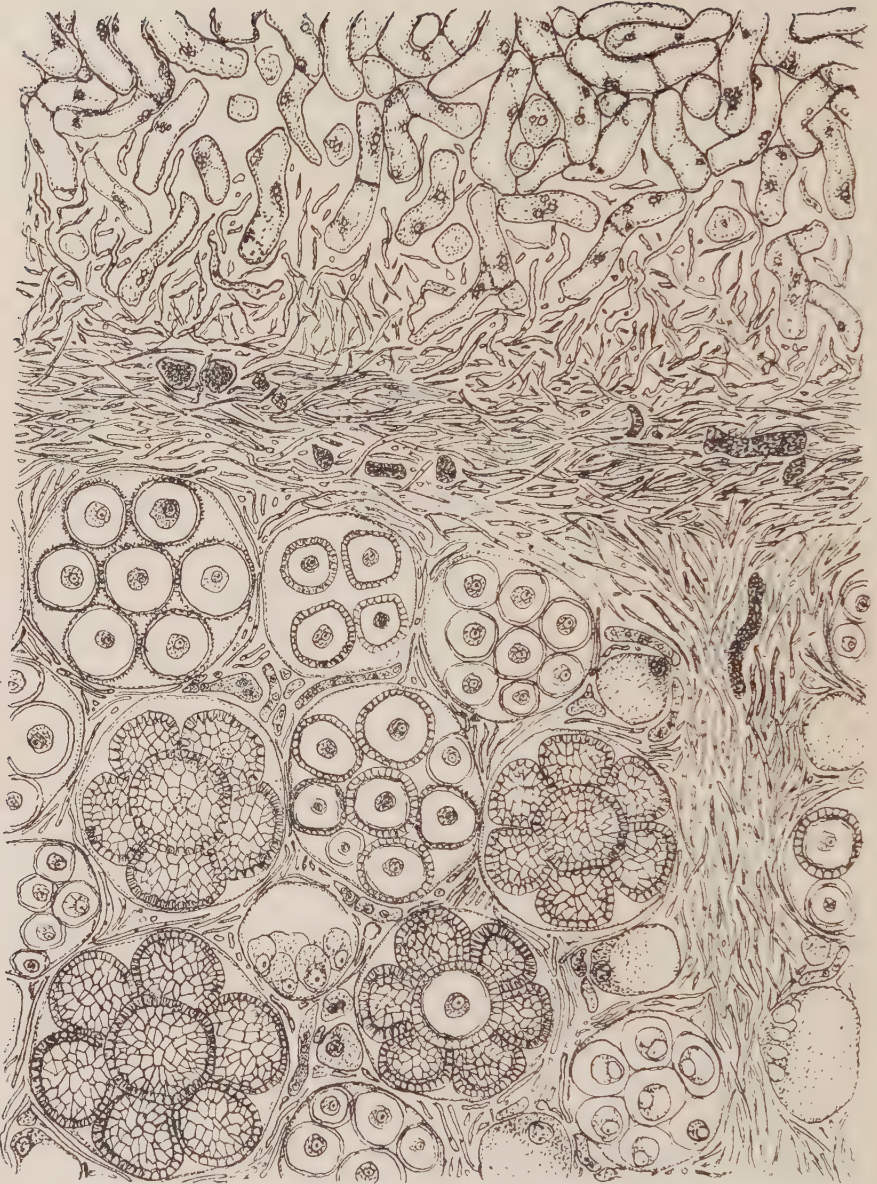


Fig. 4. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Gleba (asques et capillitium). Au milieu des filaments parallèles de la région intermédiaire, on distingue des fragments d'hyphes ascogoniaux âgés.

partie de la spore. Au centre se trouve le protoplasme fortement chromatique qui forme une mince couche autour du noyau unique. Ce n'est que très exceptionnellement que nous avons rencontré des spores binuclées (pl. VI, fig. L).

CHAPITRE II

Le développement du périthèce.

Le développement du périthèce s'effectue ordinairement du début de juin à la fin d'août. A partir de cette date, le champignon qui a acquis sa structure et ses dimensions définitives passe par une période de repos pendant laquelle, tandis que la paroi des asques se gélifie, le péridium reste intact. Ce n'est qu'au cours de la seconde année, que ce dernier est détruit sous l'action des agents externes et que les spores sont mises en liberté.

Jusqu'ici nous n'avons pu réussir ni à obtenir la germination des spores, ni à observer les tous premiers stades du développement. Les plus jeunes exemplaires que nous ayons trouvés, se présentaient comme de petites masses sphériques d'à peu près un millimètre de diamètre, de couleur brune, d'aspect velouté et dont la base présentait un chevelu mycélien assez abondant.

On pouvait déjà y distinguer (pl. I, fig. A) une région interne dense et une région externe constituée par un tissu lâche et très lacuneux. Au milieu du tissu pseudo-parenchymateux qui remplit la région centrale se trouve une grosse cellule sphérique dont le protoplasme fortement chromophile contient plusieurs noyaux peu distincts. Cette cellule est entourée par une épaisse membrane hyaline (fig. 5) ne présentant nulle solution de continuité. Quant au massif cellulaire au centre duquel est située cette cellule particulière, il est constitué par de gros hyphes à protoplasme dense et granuleux, à noyaux nombreux. Il est évident

que nous nous trouvons en présence d'un massif ascogonial qui présente d'ailleurs de grandes ressemblances avec celui des *Aphanoascus*, tel que l'ont décrit P.-A. DANGEARD chez *A. cinnabarinus*. Link. [21] et CUTTING chez *A. carneus* Pers. [15].



Fig. 5. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Portion centrale du massif ascogonial avec au centre, le trophogone plurinucléé entouré de son épaisse membrane.

Aussi, les deux interprétations qu'ont données ces auteurs de cet appareil sont également valables dans le cas présent. A un stade aussi avancé, il est évidemment difficile de déterminer avec certitude si la cellule centrale représente un trophogone ou anthéridie non fonctionnelle suivant l'opinion de P.-A. DANGEARD ou un ascocarpe apogame

comme le pense CUTTING. Cependant l'absence de communication avec les autres hyphes, la dégénérescence rapide des noyaux et la vacuolisation précoce du protoplasme nous incite à accepter l'opinion du premier auteur.

On trouve donc, à la base du périthèce de l'*Ascoscleroderma cyanosporum* un peloton d'hyphes plurinucléés provenant de la ramification et du cloisonnement de l'ascogone, qui entoure étroitement un trophogone sphérique contenant également de nombreux noyaux. Ascogone et trophogone ne présentent jamais de communications et par conséquent on ne trouve pas trace de fécondation à ce niveau.

Il est très possible que non seulement les ramifications de l'ascogone mais aussi de nombreux filaments recouvrants concourent à constituer le massif qui entoure le trophogone mais à ce stade il nous a été impossible de distinguer les hyphes entre eux.

Cependant dans une préparation, l'ascogone, qui retenait énergiquement l'hématoxyline, formait, autour du trophogone un peloton comparable à l'hyphes de WORONIN des Pyrénomycètes. Malheureusement la différenciation de cette préparation n'a pas été possible et nous n'avons pu étudier le contenu nucléaire de cet ascogone.

Les cellules des hyphes qui forment les assises les plus périphériques du massif ascogonial possèdent des membranes plus épaisses et présentent un aspect assez particulier.

Quant à la région externe, première ébauche du périidium, elle a la forme d'une calotte, ouverte à la partie inférieure et recouvrant la masse centrale. Les hyphes fins qui la constituent forment un tissu lâche, mais cohérent. Le voile n'est pas encore différencié. La région basale est garnie d'un feutrage de filaments mycéliens libres, non agrégés en pseudo-tissu et qui forme le chevelu dont nous avons indiqué plus haut la présence. Il contient des mycorhizes.

Au fur et à mesure que le périthèce se développe, la dif-

férenciation entre le tissu sporigène et le tissu végétatif, déjà marquée dans le stade que nous venons de décrire, s'accroît de plus en plus. Les limites du massif ascogonial s'affirment, les hyphes périphériques prennent un aspect particulier (membranes épaisses, protoplasme riche en endochromidies, etc...) tandis que les hyphes végétatifs avec lesquels ils se trouvent en contact, acquièrent des membranes brunes et épaisses, un protoplasme extrêmement vacuolaire et constituent un pseudo-parenchyme qui forme une cupule hémisphérique, ouverte vers le haut, plus épaisse à la base. Au fond de cette cupule s'insère le massif constitué par les ramifications de l'ascogone (fig. 6).

Rapidement un décollement se produit entre les parois de la cupule et ce massif ; ce qui a pour effet de créer à la partie supérieure de ce dernier une cavité qui ira en s'agrandissant pendant le développement et formera la chambre hyméniale.

Exceptionnellement, nous avons rencontré un échantillon dans lequel deux massifs ascogoniaux concouraient à former une seule cavité hyméniale.

Bientôt les parois de cette cavité sont tapissées par un revêtement blanchâtre constitué en partie par des hyphes qui naissent au sein du massif ascogonial, tandis que les cellules de celui-ci perdent leur protoplasme. Ces hyphes, qui proviennent vraisemblablement des ramifications de l'ascogone, présentent un aspect très particulier. Leur parcours est quasi rectiligne, quelquefois spiralé. Les cellules qui les constituent sont allongées et peuvent dépasser $40\ \mu$; leur diamètre varie entre 3 et $5\ \mu$. Elles contiennent de très nombreux noyaux disposés en files. Ces derniers peuvent se rencontrer sous deux aspects. Les uns montrant un nucléole très net et un nucléoplasme contenant quelques granulations chromatiques (pl. II, D. E.) tandis que d'autres se présentent comme de gros karyosomes, qu'accompagne souvent une fine granulation (pl. II, A. B. C.). Nous désignerons désormais ces hyphes à nombreux



Fig. 6. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Etat très évolué du massif ascogonial; les cellules provenant du cloisonnement de l'ascogone sont vides de leur protoplasme.

noyaux du nom d' « hyphes ascogoniaux » pour les distinguer des hyphes ascogènes à articles binucléés qui s'en détacheront plus tard.

A partir de ce moment, le massif ascogonial entre en régression. Les filaments mycéliens constituant la cupule-enveloppe, pénètrent à l'intérieur de ce massif qu'ils dissocient complètement. Ainsi les grosses cellules de l'ascogone, réduites à leur membrane, forment des plages claires au milieu d'un lavis de filaments d'origine double ; les uns provenant du massif même sont des hyphes ascogoniaux, les autres provenant du péridium sont des hyphes végétatifs.

Le développement actif de cette dernière catégorie d'hyphes arrive à isoler complètement de la cavité hyméniale, puis à détruire les restes de l'ascogone. C'est seulement la teinte plus foncée des membranes des hyphes ayant constitué la cupule périascogoniale qui permet à un œil averti de déceler, à ce stade de l'évolution, la place qu'occupait l'ascogone.

En même temps, le péridium a acquis sa structure définitive. Le prosenchyme formant la partie interne du cortex s'est différencié à partir de la base. Le canal, rempli de mycélium non agrégé qui s'ouvrait à la base du périthèce s'est complètement obturé sans laisser de traces. Le voile, de lisse qu'il était, commence à présenter ses craquelures si caractéristiques.

Enfin la cavité hyméniale qui jusqu'ici s'était surtout développée dans le sens de la hauteur s'élargit et à un stade un peu plus avancé la cavité est beaucoup plus large que haute (pl. I, fig. D.).

CHAPITRE III

Développement du tissu sporigène.

A. — LES HYPHES ASCOGÈNES.

Nous avons vu plus haut que les parois de la chambre hyméniale étaient tapissées par un feutrage blanchâtre composé d'une part d'hyphes ascogoniaux et par de nom-



Fig. 7. — *Ascoscleroderma cyanosporum*. Portion du tissu ascogène.

breux filaments grêles à noyaux minuscules, d'autre part.

A un moment donné de l'évolution, on remarque, de place en place de petits pelotons plus ou moins bien individualisés formés de filaments enchevêtrés dont le protoplasme retient plus énergiquement les colorants que celui des hyphes environnants. Ces pelotons sont séparés de la région interne du cortex par un lacs très lâche d'hyphes fins.

En examinant un des ces amas (fig. 7) nous pouvons y reconnaître trois sortes d'éléments :

- 1^o Des hyphes ascogoniaux à articles plurinucléés ;
- 2^o Un feutrage de fins hyphes végétatifs ;
- 3^o Des hyphes à articles binucléés qui sont des hyphes ascogènes.

Ces hyphes qui proviennent de la ramification des hyphes ascogoniaux ont un diamètre plus étroit que ces derniers (3μ à $3\mu 5$) ; les cellules qui les constituent sont plus courtes et ne contiennent que deux noyaux. Ceux-ci sont souvent rapprochés parfois même accolés ; ils mesurent 2.5μ de diamètre et présentent un gros nucléole qu'entoure un nucléoplasme hyalin. Comme nous n'avons jamais observé de division ni dans les hyphes ascogoniaux, ni dans les hyphes ascogènes il nous est impossible de dire avec certitude comment se fait la distribution des noyaux dans les hyphes ascogènes. Cependant comme ils présentent un tout autre aspect que dans les hyphes ascogoniaux, que d'autre part, ces derniers, qu'on retrouve jusqu'à un stade très avancé dans la région sous-hyméniale, renferment toujours de nombreux noyaux, il nous semble plus naturel de penser que les noyaux des hyphes ascogènes proviennent de la division plutôt que de la migration des noyaux des hyphes ascogoniaux. Les hyphes ascogènes sont très ramifiés ; ils circulent au milieu des fins hyphes végétatifs qui sont les homologues des paraphyses des discomycètes et de certaines tubéracées..

B. — FORMATION DES ASQUES.

Chacun des articles binucléés des hyphes ascogènes constitue un diplogamète capable de donner naissance à un asque. La formation des asques ne s'effectue pas ici par le mode en crochet si général chez tant d'Ascomycètes mais par un processus qui rappelle celui décrit par GUILLIERMOND chez *Peziza catinus* [46].

La cellule terminale d'un hyphe ascogène se renfle légèrement pour donner un jeune asque mais, la plupart du

temps, ce dernier ne reste pas solitaire car la cellule sub-terminale, également biénergide donne naissance à un court rameau latéral où passent les deux noyaux de l'asque (pl. III, fig. A. B.). Ce processus pourra se répéter un certain nombre de fois, ce qui explique qu'on trouve parfois de véritables bouquets d'asques portés par un seul filament. Souvent, aussi, la ramification latérale au lieu de donner immédiatement un asque donnera un nouvel hyphe ascogène à articles binucléés (pl. III, fig. D.).

Le jeune asque est d'abord une cellule légèrement claviforme dont le protoplasme compact et ne contenant que de très petites vacuoles, prend intensément l'hématoxyline. Les deux noyaux généralement très rapprochés présentent le même aspect que nous avons trouvé dans les hyphes ascogènes, c'est-à-dire un nucléole bien visible au milieu d'un nucléoplasme incolore (pl. III).

A un stade ultérieur les noyaux sont plus gros, mieux différenciés, présentant un réseau chromatique peu distinct.

Dans le protoplasme, à l'extrémité distale de l'asque, une vacuole qui ne cessera de se développer durant la croissance de l'asque, apparaît un peu avant la fusion des noyaux.

C. — FUSION.

Les deux noyaux déjà en contact, s'accolent encore plus étroitement. Bientôt leurs nucléoplasmes se confondent et l'on peut voir une seule masse présentant deux nucléoles et un réseau chromatique. Les détails de la fusion sont très difficiles à suivre car, après le stade précédent, les noyaux deviennent fortement chromophiles et ne forment plus, sur les préparations à l'hématoxyline, qu'une masse irrégulière dont il est impossible de préciser les contours. Pendant ce temps l'asque est devenu pyriforme par suite du développement de la grande vacuole terminale.

D. — L'ASQUE APRÈS LA FUSION.

Après la fusion l'asque continue à augmenter de volume : la grande vacuole a pris une telle importance que celui-ci est devenu un sac ovoïde, parfois même sphérique où le protoplasme, réduit partout ailleurs à une très mince couche pariétale limitant la vacuole forme une calotte à la base de l'asque.

Cette calotte protoplasmique, peu épaisse, contient le noyau double qui atteint des dimensions relativement considérables (7 à 10 μ).

1^o *Prophase du noyau double.* — La prophase doit avoir une assez longue durée chez les Elaphomycétées et particulièrement chez l'espèce qui nous occupe. En effet, parmi les nombreuses préparations que nous avons observées, nous n'avons jamais pu trouver, à l'exception d'une fin de télophase, aucune figure de division du noyau de fusion alors que les noyaux en prophase remplissaient littéralement certaines coupes.

Le noyau double, à l'état quiescent, montre un beau réseau chromatique formé de filaments granuleux extrêmement contournés et intriqués. A côté du nucléole gros et net, on trouve souvent une granulation chromophile peut-être assimilable à un centrosome.

Au début de la prophase, les méandres du filament chromatique se simplifient, les anastomoses disparaissent et l'on a l'apparence d'un spirème continu (pl. IV, fig. A. B. C. D.) qui se fragmente ensuite en un certain nombre de segments tantôt dispersés dans tout le nucléoplasme, tantôt localisé dans une région du noyau. Cette fragmentation du spirème se présente sous deux aspects qui ne diffèrent que par le nombre et l'épaisseur des prochromosomes. On trouve en effet tantôt huit segments, tantôt quatre un peu plus épais (pl. IV, fig. G. à Q.).

S'il est peu aisé de sérier ces deux derniers stades il

nous semble au contraire que les apparences permettent d'assimiler à peu près indubitablement le suivant à une division longitudinale des chromosomes (dédoublément longitudinal de GRÉGOIRE). Il est peu d'exemples parmi les champignons, où le phénomène se montre avec une plus grande netteté (pl. IV, fig. J. K.). Le noyau, très gros ($10\ \mu$) montre quatre groupes de filaments chromatiques presque rectilignes en train de se dédoubler. Les uns, où la division ne fait que débiter se présentent sous la forme de cordons épais montrant dans leur région médiane une ligne plus claire. D'autres, où le dédoublément est terminé se présentent comme formés de deux filaments parallèles accolés sur lesquels on distingue une alternance de zones claires et foncées.

C'est ici que s'arrêtent nos observations sur les préliminaires de la division. Si, pour la clarté de l'exposition, nous avons groupé les stades dans l'ordre et sous les noms qui ont servi aux auteurs pour désigner des aspects comparables, nous tenons à souligner que, dans notre cas, nos observations ayant uniquement porté sur du matériel fixé et l'aspect de l'asque restant toujours le même pendant toute la durée de la prophase ainsi que celui du nucléole et du centrosome, nous ne possédons aucun moyen pour établir la succession des phénomènes.

Comme nous l'avons dit plus haut nous n'avons jamais pu observer ni la diacinèse, ni la mitose proprement dite. C'est d'autant plus regrettable que les dimensions exceptionnelles du noyau, la beauté de certaines figures prophasiques, laissaient espérer d'intéressants résultats concernant la réduction chromatique. Néanmoins, malgré les lacunes de notre description on ne peut s'empêcher de penser que le noyau double de l'asque est un noyau privilégié, présentant une division dont le processus complexe de la prophase rappelle tout à fait les mitoses réductionnelles des noyaux sexuels. A côté des minuscules noyaux de $2\ \mu$ de diamètre des hyphes végétatifs, des noyaux de

3 à 4 μ des diplogamètes, le gros noyau de l'asque, résultat d'une fusion nucléaire, siège d'une division hétérotypique et réductionnelle provient bien d'une caryogamie, véritable acte sexuel, qui, là encore se produit dans l'asque et non à la base du périthèce.

2° *La première mitose.* — Le seul aspect se rapportant à la première mitose est une fin de télophase. Les chromosomes, qui ont déjà perdu leur individualité, se sont fusionnés en deux masses bilobées qui se trouvent aux pôles du fuseau dont il ne subsiste plus qu'une fibrille chromatique longue de 7 μ (pl. V, fig. A.). La division est intranucléaire car on distingue encore à ce stade les limites du noyau. On peut aussi remarquer des granulations chromatiques qui sont, sans doute, des traces du nucléole. Les deux noyaux qui proviennent de cette première cinèse sont légèrement ovoïdes et mesurent 7 à 8 μ de diamètre. Leur aspect est vésiculeux, leur nucléoplasme très clair, leur réseau chromatique formé de fins filaments, est simple et peu apparent. Les nucléoles sont bien marqués et souvent placés en sens inverse pour les deux noyaux (pl. V, fig. B.).

3° *La seconde mitose.* — Nous n'avons jamais rencontré, dans les noyaux provenant de la première division, aucun des phénomènes si particuliers qui prennent place pendant la prophase de cette première mitose du noyau de fusion. Il s'agit donc bien ici d'une réduction homotypique équationnelle et non réductrice et hétérotypique comme la précédente.

Les rares figures karyocinétiques observées sont des métaphases (pl. V, fig. D. et F.). Comme chez beaucoup d'Ascomycètes, les limites du noyau persistent pendant la division. Les fuseaux, petits (6 à 7 μ) mais nets sont étroits avec des centrosomes bien marqués à leurs pôles.

Quant aux chromosomes ils sont très petits et il nous a toujours été impossible de les compter. Les fuseaux sont

inclinés en sens inverse sur le grand axe de l'asque. Les nucléoles sont absents.

Les quatre noyaux résultant de cette division sont peu différents des deux noyaux dont ils proviennent. Leur forme est sensiblement plus globuleuse et leur diamètre plus réduit, ils montrent aussi un nucléole très net et un réseau chromatique peu marqué (pl. V, fig. E. et G.).

4^o *La troisième mitose.* — Nos préparations ne nous ont montré aucun aspect se rapportant à la troisième division.

Quant aux huit noyaux qui deviendront les noyaux des spores, ils sont groupés en cercle dans la calotte protoplasmique qui occupe la base de l'asque. Ils sont exactement semblables aux noyaux provenant de la seconde mitose (pl. V, fig. H.).

FORMATION DES SPORES.

Bien que nous n'ayons pu observer, comme nous l'avons fait chez l'*Elaphomyces Leveillei*, le mécanisme de l'isolement des spores, il y a, néanmoins toute probabilité pour que celui-ci se fasse suivant le processus ordinaire de la formation libre, « *free-cell formation* », que, après HARPER [50,51,52], de nombreux auteurs ont trouvé chez des Ascomycètes appartenant à des groupes très différents (Erisiphées, Pézizées, Pyrénomycètes, etc.) et qui semble caractériser ces Champignons.

Si nous n'avons pu voir les fibrilles des asters enveloppant la jeune spore, nous avons constaté (pl. V, fig. K.) la présence d'une sorte de petit bec réunissant le noyau à une granulation fortement chromophile, vraisemblablement un centrosome. A ce propos, nous devons d'ailleurs dire qu'à ce moment, cet organite ne se trouvait pas au contact de la membrane cellulaire.

Chaque noyau s'entoure d'une petit territoire de protoplasme, tandis que le cytoplasme résiduel se vacuolise et

disparaît rapidement. Les huit jeunes spores sont alors groupées en rond aux places qu'occupaient leurs noyaux respectifs. Le protoplasme des spores présente d'abord une structure largement réticulaire. Les noyaux sont excentriques et placés habituellement vers l'extérieur. Par suite de l'augmentation du diamètre des spores, une puis deux d'entre elles viennent prendre une position centrale de telle façon que chaque spore occupe le sommet d'un dodécaèdre et à la fin de leur développement les spores remplissent tout l'intérieur de l'asque (pl. V, fig. L) et fig. 4.

Le noyau de la jeune spore qui montrait d'abord un fin réseau chromatique (pl. VI, fig. A.) prend bientôt un aspect homogène, le nucléole étant très excentrique. La membrane cellulaire incolore est mince et lisse. Le diamètre de la spore ne dépasse pas alors 10 à 11 μ , le noyau atteignant 4 à 5 μ de diamètre. A l'extérieur de la fine membrane apparaît une couche d'une substance compacte et amorphe qui se dédouble en une membrane mince externe, l'épispore qui se colore, tandis que la région interne ou endospore reste non chromophile. L'endospore d'abord mince s'épaissit rapidement jusqu'à occuper les trois quarts de la spore. Pendant ce temps les mailles que formait le protoplasme de la spore se resserrent de plus en plus, si bien, qu'à un certain moment le protoplasme fortement chromophile forme une très mince couche de un à deux μ d'épaisseur autour du noyau dont on distingue souvent mal les limites. L'augmentation de taille de la spore au cours du développement ultérieur sera due à l'épaississement de l'endospore et à la formation du réseau qui orne la surface de l'épispore.

Cette dernière est d'abord lisse (pl. VI, fig. D.). L'ornementation commence par l'apparition de points saillants dont le nombre augmente graduellement (pl. VI, fig. E.). Ces points s'étalent pour former de petites verrues irrégulières déprimées au centre. La spore présente alors un aspect vergeté (pl. VI, fig. F.). Par suite du développement

de leurs bords, ces verrues prennent l'aspect de petites coupes arrondies dont les bords se relèvent (pl. V, fig. G.) puis s'affrontent (pl. VI, fig. H.) ce qui leur donne bientôt une forme polygonale. Il suffit ensuite qu'une soudure se produise entre les faces en contact des alvéoles ainsi formées pour obtenir le réseau en relief qui caractérise les spores de ces champignons (pl. VI, fig. J.).

La transformation d'une spore guttulée en spore réticulée a d'autant plus d'intérêt que HOLLOS a décrit une espèce d'*Elaphomyces*, l'*E. virgatosporus*, possédant des spores vergetées. Seule l'étude de cette espèce permettrait de dire si on a affaire à un véritable *Elaphomyces* ou à un *Ascoscleroderma*. En tout cas il est remarquable de constater qu'au cours de son développement, la spore de l'*A. cyanosporum* revêt transitoirement un type d'ornementation qui existe à l'état permanent chez une espèce voisine.

ANOMALIES DIVERSES TROUVÉES DANS LES SPORES.

Nous avons dit, en commençant l'exposé du développement de l'*Ascoscleroderma* que, comme la plupart des auteurs qui ont tenté d'obtenir des germinations de spores d'*Elaphomyces* (TULASNE [91], REES [79], MALÈNÇON [63]) nous avons échoué jusqu'ici dans nos tentatives de culture. Pourtant HESSE [54] a donné des figures représentant des germinations qu'il aurait obtenues en plaçant dans l'eau des spores provenant d'*Elaphomyces* récoltés trois ans auparavant. Mais la confusion de l'exposé, l'intercalation évidente de faits étrangers au sujet, n'avaient pas fait, jusqu'ici, accorder une grande importance à ces résultats.

Au cours de nos observations nous avons rencontré des aspects que reproduisent à peu près exactement certaines figures de HESSE. C'est ainsi que nous avons vu des spores présentant une ampoule latérale (pl. V, fig. M. P.) ou

même un tube souvent très long parfois curieusement contourné (pl. VI, fig. N, O.).

Malgré les apparences nous ne pensons pas que ce soient là des germinations normales mais plutôt des phénomènes tératologiques dont nous ignorons la cause. En effet ces pseudo-germinations, qui sont toujours précoces puisqu'elles ont lieu alors que la spore est encore contenue dans l'asque, peuvent se produire à différents stades de l'évolution de la spore. Fait assez surprenant, alors qu'elle est tout à fait exceptionnelle pour les spores dont l'épispore est réticulée, la germination semble au contraire fréquente chez les spores peu évoluées qui ne présentent qu'une mince membrane lisse.

D'autre part, tandis que l'endospore et, plus rarement le protoplasme s'engagent dans l'ampoule ou le tube germinatif, le noyau ne semble presque jamais participer à ce bourgeonnement et reste au centre de la spore.

Enfin ces phénomènes, que nous n'avons d'ailleurs constatés que dans un très petit nombre de périthèces, ne semblent se manifester surtout que pour les ascospores de petite taille.

Pour toutes ces raisons, nous nous croyons en droit de considérer ces germinations précoces comme des anomalies.

Dans le même ordre d'idées, nous avons aussi rencontré des asques où une seule spore s'était parfaitement développée alors que les autres spores, atrophiées, s'étaient réunies en une unique masse irrégulière. [pl. VI, fig. U] Exceptionnellement nous avons observé des spores binucléées qui correspondaient peut-être à des préliminaires de germination (pl. VI, fig. L.).

DEUXIÈME PARTIE

LE GENRE *ELAPHOMYCES*

Comme nous l'avons vu au début de ce travail nous maintenons dans ce genre toutes les espèces ne possédant pas de base stérile.

N'ayant pu, à notre grand regret, nous procurer aucun exemplaire d'*Elaphomyces* du sous-genre *Malacoderma*, toutes nos recherches ont porté sur cinq espèces appartenant aux deux sections du sous-genre *Scleroderma*. Ce sont, parmi les *Elaphomyces* à voile lisse ou *Ceratogaster*, les *E. Leveillei* TUL. et *Anthracinus* VITT., et, parmi les *Elaphomyces* à voile verruqueux ou *Ceraunion*, les *E. cervinus* L. (*granulatus* FRIES), *variegatus* VITT. et *echinatus* VITT.

Nos récoltes proviennent presque exclusivement de la forêt de Fontainebleau. Comme l'*Ascoscleroderma cyanosporum* ces champignons sont très nettement silicicoles. Seul l'*E. variegatus* qu'on trouve fréquemment dans les hêtraies paraît tolérer une assez notable proportion de calcaire. Nous avons recueilli souvent en grande abondance, l'*E. cervinus*, qu'accompagne presque toujours, mais en moins grande quantité, l'*E. variegatus*, aussi bien dans les bois de résineux (Pins sylvestres, Epicéas) que dans les bois d'arbres à feuilles caduques (Chênes, Châtaigniers, Bouleaux, Bourdaines, etc.). Dans les mêmes lieux nous avons trouvé, un peu moins fréquemment les *E. Leveillei* et *echinatus*. Enfin nous n'avons récolté qu'une seule fois un exemplaire déjà âgé d'*E. anthracinus*.

Contrairement aux *Ascoscleroderma*, les *Elaphomyces* sont des champignons franchement hypogés. On les trouve géné-

ralement au contact du sable sous la couche de mousses, de feuilles mortes et d'humus. Parmi les espèces qui nous occupent, seul l'*E. Leveillei* possède un mycélium très visible. L'abondant mycélium jaune, souvent signalé comme appartenant aux *E. cervinus* et *variegatus*, provient en réalité, de deux Pyrénomycètes parasites les *Cordyceps ophioglossoïdes* EHRH. et *capitatus* FRIES.

Le plan que nous avons adopté pour l'étude du genre *Elaphomyces* est sensiblement le même que celui que nous avons suivi pour le genre précédent. La connaissance préalable que nous avons acquise du genre *Ascoscleroderma*, comme aussi la grande homogénéité du genre *Elaphomyces* nous permettront d'abréger considérablement cet exposé en même temps que de combler certaines lacunes.

Nous étudierons successivement, chez différentes espèces : la structure du périthèce adulte, le développement du périthèce, la formation des asques et leur évolution nucléaire, l'isolement des spores, etc...

CHAPITRE IV

Structure anatomique du périthèce.

A. *Elaphomyces cervinus* LINNÉ (*granulatus* FRIES).

Nous décrirons assez minutieusement la structure du périthèce adulte de l'*E. cervinus*, ce qui nous permettra, la constitution du périidium étant remarquablement constante dans ce genre, de passer très rapidement sur les autres espèces en n'en retenant que les caractères les plus remarquables.

Suivant la terminologie que nous avons adoptée précédemment, on doit distinguer dans le périidium une région externe ou voile et une région interne ou cortex. Si ce dernier possède une structure simple, (qu'il soit parfaitement homogène, comme c'est le cas ici ou qu'il présente des veines ou des marbrures comme chez l'*E. variegatus* VITT),

il n'en est pas de même du voile qui, contrairement à ce que nous avons trouvé chez l'*Ascoscleroderma*, présente une structure assez complexe. Non seulement les caractères structuraux mais aussi les réactions histochimiques permettent d'y distinguer plusieurs régions.

La région la plus interne qui forme une couche continue, homogène et peu épaisse, est formée d'hyphes enchevêtrés, qui, en profondeur passent insensiblement aux hyphes constituant le cortex desquels ils ne diffèrent que par leurs membranes imprégnées d'une substance vraisemblablement de nature pectique qui retient énergiquement les colorants acides (Picro-carmin d'indigo) et l'hématoxyline.

La couche externe du voile est constituée par deux catégories bien distinctes de formations. D'une part, des îlots grossièrement pyramidaux ou tronconiques d'un pseudo-parenchyme formé d'éléments très fins parmi lequel circulent des hyphes plus gros, presque identiques à ceux de la couche sous-jacente. La substance qui imprègne les membranes et qui agglutine les hyphes est ici très abondante. Elle ne se colore ni par les colorants acides, ni par les colorants basiques et conserve dans les préparations l'aspect cireux et la couleur jaune qu'elle possède sur le vivant. Ce sont ces îlots pseudo-parenchymateux qui forment le squelette des granulations et des verrues qui ornent la surface du péridium.

Le revêtement superficiel est composé de courts hyphes juxtaposés, à section circulaire et comprenant quatre à cinq cellules allongées. Ces hyphes sont disposés radialement autour de chaque massif de pseudoparenchyme (fig. 8) qu'ils réunissent aux autres îlots environnants.

Nous avons pu constater qu'il y a continuité entre les hyphes de ce revêtement et ceux du pseudoparenchyme. De même les hyphes recouvrant le sommet des granulations et qui sont plus ou moins perpendiculaires à la surface du périthèce au lieu d'être parallèles comme ceux qui remplissent les intervalles des granulations, sont en con-

nexion chez les jeunes individus, avec le mycélium externe. En conséquence, on peut penser que cette assise périphérique peut jouer un rôle conducteur important tout au moins pendant la maturation du périthèce. Le cortex a une structure banale. Les hyphes étroitement enchevêtrés qui le constituent mesurent de 3 à $3\mu 5$ de diamètre. Il est

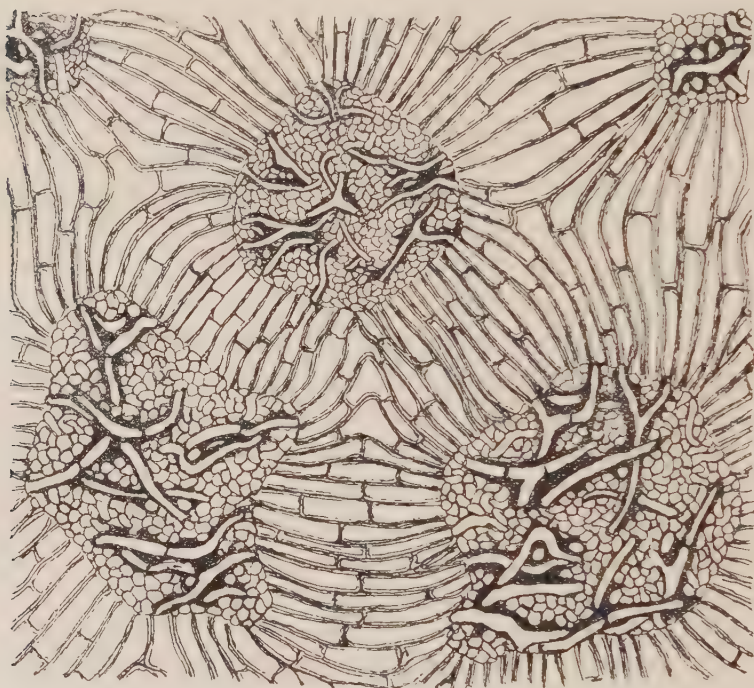


Fig. 8. — *Elaphomyces cervinus*. Coupe tangentielle à travers le voile.

difficile de distinguer les parois transversales des cellules qui les composent et par conséquent de compter les noyaux contenus dans ces dernières; les noyaux sont petits 2μ mais bien distincts. Les hyphes les plus internes sont morts et réduits à leurs membranes brunes et aplaties. Enfin une couche d'hyphes sensiblement parallèles sépare le cortex de la gleba, subdivisée en plusieurs logettes par des cloisons plus ou moins nombreuses (fig. 9).

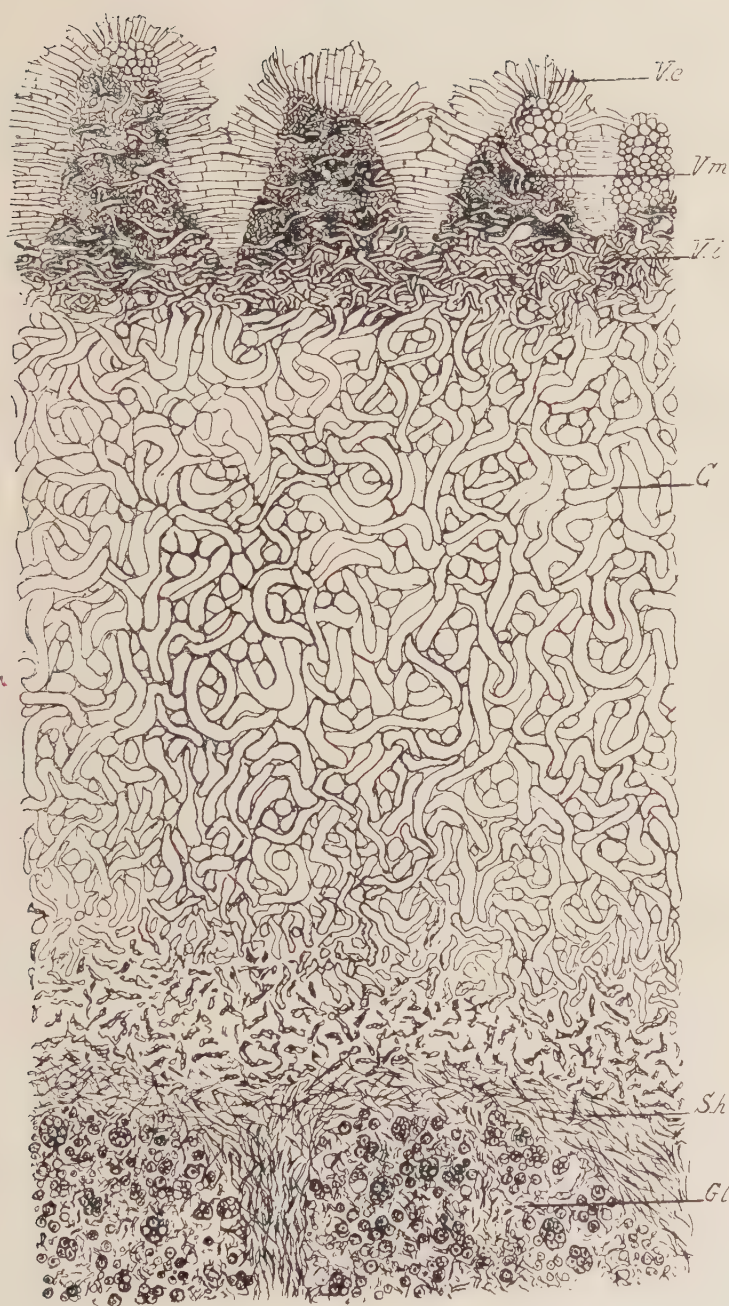


Fig. 9. — *Elaphomyces cervinus*. Coupe radiale à travers un périthèce adulte. Ve., partie externe du voile ; Vm., région moyenne du voile ; Vi., région interne du voile ; C., cortex ; SH., région intermédiaire sous-hyméniale ; Gl., gleba.

La *gleba* est constituée par des éléments très divers :

1^o par des hyphes fins de $1\ \mu$ de diamètre qui sont des hyphes végétatifs provenant de la destruction précoce des cloisons qui séparent les asques ;

2^o des hyphes plus gros de $2\ \mu$ et plus de diamètre, enroulés en petits pelotons souvent spiralés. Ce sont les hyphes ascogènes.

Ces deux catégories de filaments composent ce qu'on a appelé le « *capillitium* ».

3^o En relation avec les hyphes ascogènes, on trouve les asques à diverses étapes de leur développement. Alors que les uns ne contiennent encore que leur noyau de fusion, les autres renferment déjà leurs spores mûres.

Les asques sont plutôt pyriformes ou ovoïdes que sphériques. Ce n'est que rarement qu'ils contiennent les 8 spores normales. La plupart du temps, par suite de réductions, semblables à celles qu'on a observées chez les *Tuber* [18] on ne trouve que 4 à 6 spores. Chez cette espèce le nombre six est le plus fréquent. Les six spores sont disposées régulièrement à l'intérieur de l'asque ; elles sont aplaties sur leurs surfaces de contact et adhèrent les unes aux autres.

4^o Enfin, les parois des asques étant très précocement gélifiables on trouve de nombreuses spores mûres libres. Assez longtemps après leur sortie de l'asque elles demeurent adhérentes par groupes de 6 à 7. Il semble d'ailleurs qu'elles continuent leur croissance et achèvent leur maturation en dehors de l'asque. Elles sont parfaitement sphériques et leur diamètre, extrêmement variable, oscille entre 18 et $24\ \mu$.

Leur structure est la même que celle des spores d'*Ascoscleroderma cyanosporum*. Le protoplasme et l'unique noyau forment au centre une petite masse fortement chromophile qu'entoure une épaisse endospore hyaline qui ne prend aucune coloration et d'une épispore mince colorée en jaune-brun. C'est à tort que les auteurs ont décrit ces spores comme lisses, échinulées ou guttulées. Un examen

un peu attentif avec un objectif suffisant montre que l'ornementation consiste en de hautes crêtes méandriformes, d'un dessin extrêmement compliqué, qui dans les coupes radiales donnent l'aspect d'épines, ce qui a pu abuser les observateurs.

B. *Elaphomyces variegatus* VITTADINI.

Presque tout ce que nous avons dit de l'*E. cervinus* peut s'appliquer à l'*E. variegatus*. Les granulations sont remplacées par de véritables tubercules pentagonaux ou hexagonaux, mais la structure du voile reste la même. Le fait le plus intéressant est la structure veinée si spéciale du *cortex*. Elle est due à des méats ramifiés qui séparent les pelotons d'hyphes qui constituent celui-ci. Quant aux hyphes eux-mêmes, ils ont des membranes très épaisses.

Le tissu qui sépare le *cortex* de la *gleba* est d'un beau blanc. Les spores sont généralement peu nombreuses par asques (quatre à six). Leur ornementation se rattache au type décrit pour l'*E. cervinus* mais le relief en est beaucoup plus faible (pl. X, fig. K).

C. *Elaphomyces echinatus* VITTADINI.

Nous n'avons jusqu'ici, trouvé de cette espèce que des exemplaires déjà âgés dont le voile très épais, friable et carbonacé rend toute étude cytologique à peu près impossible. D'après ce que nous avons pu voir il semble que la structure du *péridium* se rapproche de celle que nous avons rencontrée chez les espèces précédentes. Les spores, qui mesurent de 18 à 20 μ de diamètre ont une structure identique à celle que nous avons observée aussi bien chez l'*Ascocladerma* que chez les *Elaphomyces*. Pour la première fois nous y rencontrons un caractère commun aux deux espèces suivantes. Les crêtes qui ornent la surface de l'épispore sont soudées entre elles par la plus grande

partie de leurs surfaces en regard, de façon à former une troisième enveloppe extérieure à l'épispore. Comme chez l'*E. echinatus*, la partie supérieure des lames est encore libre, la face de la spore n'est pas lisse mais parcourue par des rides peu accusées (pl. X, fig. L).

D. *Elaphomyces Leveillei* TULASNE.

L'étude de cette espèce est intéressante non seulement parce que c'est le seul *Elaphomyces* à péridium lisse ou *Ceratogaster* que nous ayons pu étudier en détail, mais aussi en raison de la tache verte de mycélium qui caractérise cette espèce.

Il était séduisant de rapprocher cette différenciation mycélienne de la base stérile des *Ascoscleroderma*. A notre avis cette identification ne peut être maintenue. En effet la tache verte n'est nullement basilaire comme l'avait cru TULASNE, mais même occupe fréquemment le fond d'une fossette située à la partie supérieure du périthèce. En outre nous ferons observer qu'une espèce très voisine l'*Elaphomyces maculatus* VITTADINI présente non pas une, mais plusieurs taches vertes analogues. Enfin la présence de cette production mycélienne n'amène aucune répercussion dans la structure du péridium.

Le voile semble, à première vue, avoir une constitution très différente de celui des *Elaphomyces* du sous-genre *Ceraunion* mais un examen plus attentif permet de le rapprocher du type décrit.

A l'absence de granulations ou de verrues ornant la surface du péridium correspond l'absence des îlots pyramidaux de pseudoparenchyme. Aussi le voile est entièrement formé par des hyphes courts et rectilignes analogues à ceux qui constituent la couche externe des *Elaphomyces* que nous avons étudiés jusqu'ici. La disposition rayonnante de ces hyphes, déjà accusée dans l'*E. cervinus*, s'est accentuée; si bien que le voile semble constitué d'un ensemble de

sphérules composées d'hyphes disposés radialement. Les membranes des hyphes les plus profonds sont imprégnées d'une substance noire.

Une coupe radiale passant par la fossette qu'occupe le

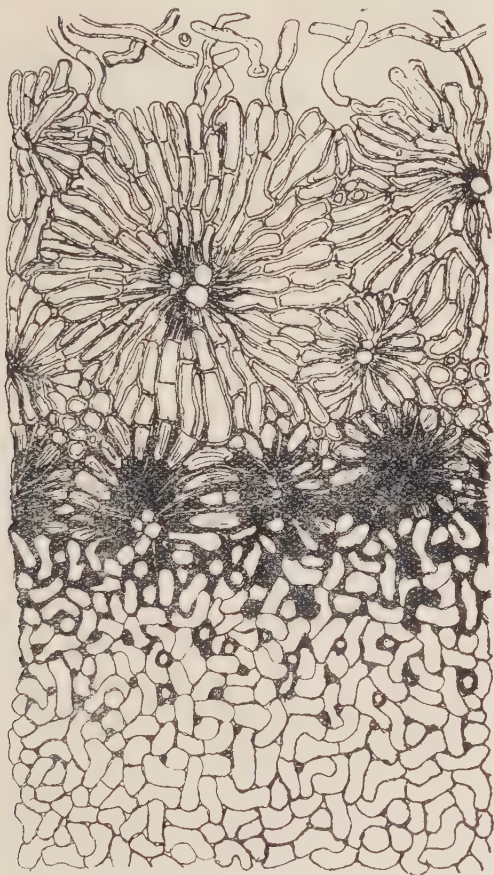


Fig. 10. — *Elaphomyces Leveillei*. Coupe transversale du voile (cette coupe intéresse la fossette portant la tache de mycélium vert).

disque de mycélium-vert montre, qu'en cet endroit, le voile est un peu plus épais et que les hyphes qui le composent sont en continuité avec les filaments mycéliens externes (fig. 10).

L'aspect de la gleba ne présente rien de particulier. Les

asques contiennent 8 spores. Ces dernières ressemblent beaucoup à celles de l'*E. echinatus*. La soudure entre les crêtes ornant l'épispore est à peu près complète, si bien que la surface de la spore ne présente que de très fines rugosités (pl. X, fig. N).

VACUOME. — Une coloration vitale au rouge neutre nous a permis de mettre en évidence le vacuome à la fois dans les filaments du capillitium et dans les spores.

Dans les filaments du capillitium (pl. X, fig. G.) le système vacuolaire est représenté par de petites endochromidies, particulièrement abondantes dans les régions en voie de croissance. On rencontre l'ergastome sous forme de petits globules réfringents. Contrairement à ce qui a lieu pour le vacuome, l'ergastome est surtout abondant dans les filaments âgés. Les spores dans lesquelles nous avons pu obtenir une coloration vitale du vacuome étaient encore très jeunes, leur membrane était lisse et leur endospore peu épaisse. On pouvait y remarquer plusieurs endochromidies et une grosse goutte d'huile colorable par l'acide osmique (pl. X, fig. H. I.).

E. Elaphomyces anthracinus VITTADINI.

N'ayant eu à notre disposition qu'un seul exemplaire déjà âgé d'*E. anthracinus* nous ne pouvons nous étendre sur cette espèce.

Le voile semble avoir la même constitution que chez l'*E. Leveillei*; les éléments qui le constituent sont d'un diamètre un peu plus réduit. Quant aux spores leur ornementation est intermédiaire entre celles de l'*E. variegatus* et de l'*E. echinatus* (pl. X, fig. M).

Le protoplasme contient beaucoup d'inclusions osmiphiles.

CHAPITRE V

Le développement du périthèce.

Il était d'autant plus nécessaire de refaire l'étude du développement des *Elaphomyces* que les rares documents

que nous possédons sur ce sujet sont, non seulement anciens et sommaires mais, de plus, contradictoires.

D'après TULASNE [91] les jeunes *Elaphomyces* « offrent dans leur centre une cavité qui, d'abord presque vide, se remplit peu à peu de filaments aranéeux nés de tous les points de la paroi. Au milieu d'eux se développent bientôt, çà et là d'autres filaments d'une nature et d'une structure anatomiques différentes, qui, se réunissant en petits groupes, engendrent les sporanges et constituent les premiers rudiments de la masse sporifère ». DE BARY [1,3] constate au contraire que les plus jeunes exemplaires qu'il a eus à sa disposition étaient toujours pleins et que les hyphes ascogènes se différenciaient plus tard dans le tissu plus ou moins dense qui remplit la région centrale. En citant les résultats contradictoires obtenus par TULASNE, DE BARY laisse entendre que les différences observées tiennent peut-être à ce que TULASNE n'aurait pas étudié la même espèce que lui.

Ce que nous avons constaté chez l'*Ascoscleroderma cyanosporum* créait, *a priori*, de fortes présomptions en faveur des vues de TULASNE, d'autant plus que l'examen de certains périthèces adultes d'*Elaphomyces Leveillei* et surtout d'*E. variegatus*, semblait justifier cette manière de voir. En effet, on trouve parfois des périthèces de ces deux espèces où les masses ascigènes peu développées laissent au centre une large cavité. La *gleba*, où le tissu stérile domine, ne constitue plus qu'un simple revêtement pseudo-hyménial identique à celui que nous avons reconnu dans les jeunes exemplaires d'*A. cyanosporum*.

En réalité l'étude des jeunes stades d'*Elaphomyces* aussi bien *cervinus*, que *variegatus* ou *Leveillei* confirme absolument les observations de DE BARY, infirme celles de TULASNE et par conséquent accroît le fossé qui sépare les *Ascoscleroderma* des *Elaphomyces*, puisqu'entre les deux genres il ne s'agit plus seulement d'une différence de morphologie externe ou interne, mais d'un mode de développement tout autre.

DÉVELOPPEMENT DU PÉRIDIUM
DE L'*Elaphomyces cervinus* LINNÉ.

Les plus jeunes individus que nous avons trouvés appartenaient à l'espèce *E. cervinus* ; nous avons d'ailleurs constaté une évolution exactement identique chez des *E. variegatus* un peu plus développés.

Ces périthèces mesuraient de un à deux millimètres de

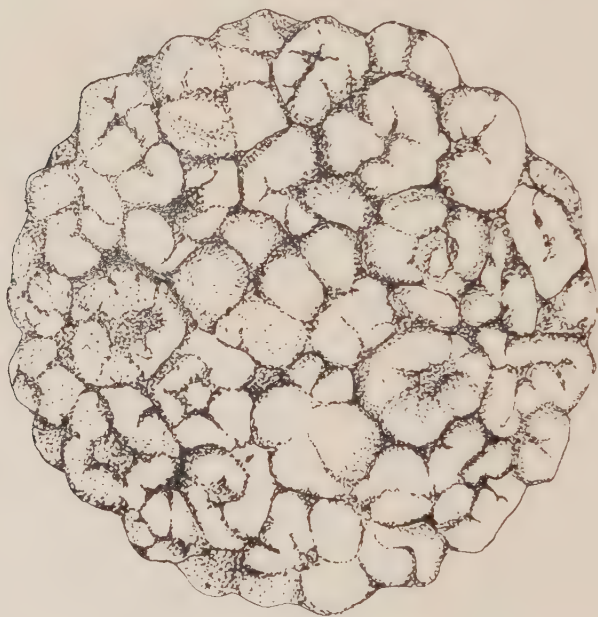


Fig. 11. — *Elaphomyces cervinus*. Aspect transitoire de la surface du voile d'un jeune périthèce.

diamètre. Leur surface, de couleur jaune d'or, n'était pas finement granulée comme chez l'adulte mais recouverte de verrues irrégulières (fig. 11). Ils n'étaient en relation directe avec aucune radicelle et ne présentaient aucune crusta visible. Une coupe radiale permettait d'y reconnaître le voile jaune, le cortex blanchâtre et au centre une

masse cotonneuse brun-violacé, première indication de la gleba (pl. VII, fig. A.).

La différenciation du péricidium en *cortex* et en voile étant extrêmement précoce nous aborderons en premier lieu

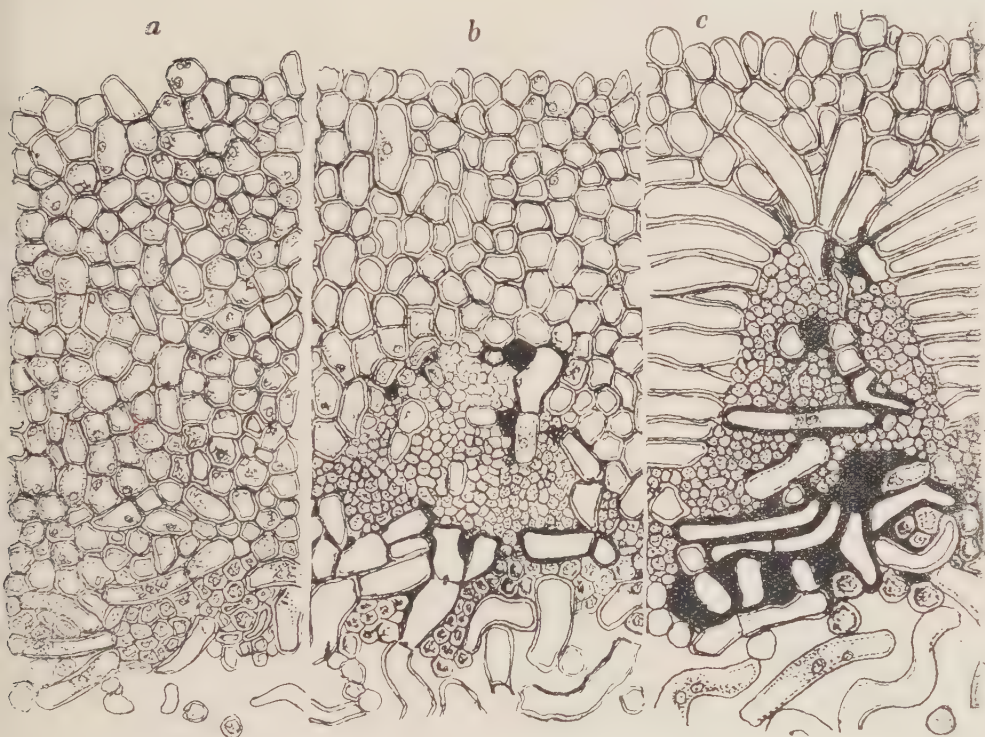


Fig. 12. — *Elaphomyces cervinus*. Trois aspects successifs du voile au cours de son évolution. *a.* : pseudoparenchyme homogène ; *b.* : apparition des îlots de fin pseudoparenchyme ; *c.* : individualisation des verrues et de la région externe du voile.

l'étude du développement du voile chez l'*E. cervinus*.

Nous avons vu que l'ornementation du voile est très différente chez le périthèce jeune de ce qu'elle est pour le voile du périthèce mûr ; aussi la structure en est tout autre.

Le voile est d'abord constitué par une couche épaisse et dense de pseudoparenchyme indifférencié (fig. 12, *a.*) dont

les éléments courts contrastent avec les cellules allongées des hyphes lâches qui forment le cortex.

Les deux formations sont en continuité l'une avec l'autre. Cette première ébauche du voile a une grande ressemblance avec le tissu de réserve des sclérotés et possède un protoplasme rempli d'endochromidies.

A un stade ultérieur, tandis que les hyphes les plus externes du cortex voient leurs membranes s'épaissir et s'imprégner d'une substance fortement chromophile, il apparaît entre le cortex et le voile une couche de pseudoparenchyme extrêmement fin, qui, d'abord d'une épaisseur sensiblement constante présente bientôt des épaississements correspondants aux granulations définitives de la surface. Ils sont parcourus par des hyphes dont les membranes jaunes présentent l'aspect cireux décrit chez l'adulte (fig. 12 b).

Au fur et à mesure que les épaississements pseudoparenchymateux s'individualisent on voit se développer sur toute leur superficie une ou deux épaisseurs de cellules allongées, d'aspect très spécial dont les membranes retiennent les colorants basiques alors que celles des petites cellules constituant le pseudoparenchyme des granulations se colorent par le picrocarmin d'indigo. Les restes du tissu qui constituait la première ébauche du voile, qui se trouve rejeté à la périphérie durant cette transformation, s'exfolient en petites écailles jaunes. Ce sont ces dernières que TULLASNE [88] avait remarquées et dans lesquelles il avait d'abord cru voir des spermaties.

Quant aux cellules allongées ce sont elles qui, par leurs cloisonnements répétés, donnent le revêtement d'hyphes rayonnant autour de chaque îlot de pseudoparenchyme, et qui constitue la partie superficielle du voile. Il semble bien que, tout au moins, au début de leur évolution, ces hyphes, qui sont en relation avec les filaments mycéliens libres, jouent un rôle de conduction dans les échanges qui doivent avoir lieu entre le milieu externe et le champignon.

DÉVELOPPEMENT DE LA PARTIE FRUCTIFÈRE
DE L'*E. cervinus* LINNÉ.

Nous étudierons maintenant le développement de la partie fructifère du périthèce. Nous avons vu que la région centrale est occupée par un feutrage brunâtre de filaments enchevêtrés qui présentent la plus grande ressemblance avec les hyphes formant le *cortex*. Ils ne s'en distinguent guère que par leur disposition moins compacte. Aussi, à ce stade et pour cette espèce il est assez difficile d'assigner une limite exacte au *cortex* et à ces premiers rudiments de gleba. A un stade ultérieur on remarque, au sein de ce lacis, de nombreuses petites plages constituées par des hyphes dont le protoplasme est plus chromophile que celui des hyphes environnants. Ils sont enroulés en spirales irrégulières et contiennent de nombreux noyaux. Ces filaments plurinucléés passent presque insensiblement à des hyphes plus fins, aux membranes moins épaisses, au protoplasme plus dense et dont les cellules ne contiennent que deux noyaux. Ce sont les hyphes ascogènes. De fins hyphes végétatifs les environnent.

Il est évident qu'on pourrait considérer chacun de ces pelotons ascogènes comme provenant d'autant d'ascogones distincts et par conséquent l'ensemble comme un périthèce composé (fig. 13).

La présence de filaments intermédiaires entre l'ascogone et les hyphes ascogènes que nous avons constatée chez l'*Ascoscleroderma* nous incite à penser que, dans le genre *Elaphomyces*, les hyphes ascogoniaux ont subsisté tandis que l'ascogone et le trophogone sexuellement non fonctionnels ont disparu sans laisser de traces comme d'ailleurs chez beaucoup d'Ascomycètes évolués.

Les hyphes ascogènes mesurent 4μ de diamètre. Leur protoplasme est fortement chromophile, les noyaux sont groupés, parfois même accolés par paire. On y distingue

un gros nucléole au milieu d'une auréole de nucléoplasme incolore. Les hyphes ascogènes, qui sont plus ou moins spiralés donnent de nombreux bourgeons dont les extrémités s'enroulent également en spirale et peuvent former de nouvelles ramifications, etc. Aussi la masse ascogène arrive à prendre un grand développement, repousse le tissu stérile au milieu duquel elle est née et finit par remplir tout

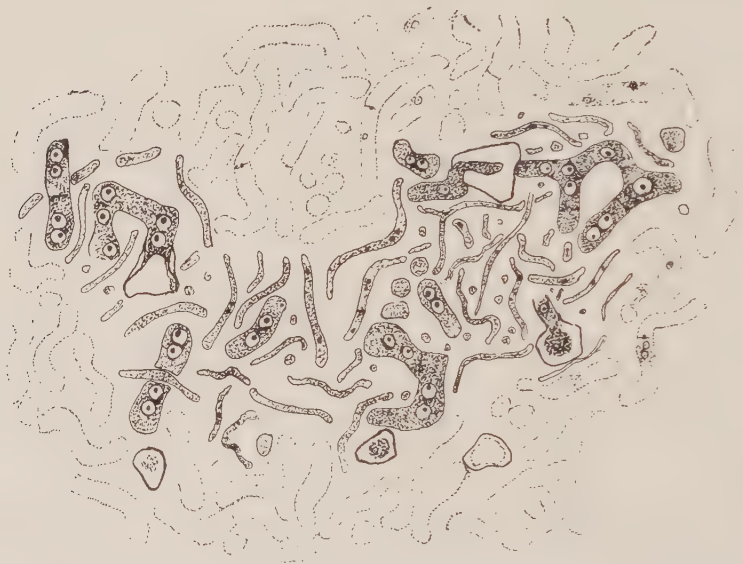


Fig. 13. — *Elaphomyces cervinus*. Portion du tissu ascogène.

le centre du périthèce. Cette prolifération du tissu sporigène est tout à fait comparable à ce que BREFELD a décrit chez le *Penicillium crustaceum* [10].

DÉVELOPPEMENT DU TISSU ASCOGÈNE CHEZ L'*Elaphomyces variegatus*.

Le développement est très semblable chez l'*Elaphomyces variegatus* VITT. Le voile se développe un peu plus rapidement, les veines du cortex d'abord larges se rétrécissent

peu à peu, enfin le tissu qui remplit le centre du périthèce, contrairement à ce que nous avons constaté pour l'*E. cervinus*, est très différent du cortex. C'est un feutrage lâche,



Fig. 14. — *Elaphomyces variegatus*. Hyphes ascogoniaux.

blanc, formé d'hyphes extrêmement fins. L'apparition des hyphes ascogènes a lieu de la même façon que pour l'espèce précédente (fig. 14).

FORMATION DES ASQUES CHEZ L'*Elaphomyces cervinus* Linné.

La formation des asques n'est pas, généralement, terminale, mais intercalaire. Sur le trajet d'un filament ascogène apparaît un bourgeon souvent en crochet où passe les deux noyaux de la cellule. C'est un jeune asque (pl. VIII, fig. A.). Quoique certaines apparences puissent le faire croire, ce n'est pas le mode de formation dit « en crochet » mais un processus identique à celui qui donne naissance à l'asque des *Penicillium* et par conséquent se rattachant au type rectacé. L'asque d'abord claviforme devient pyriforme, son sommet est occupé par une vacuole qui se développe considérablement par la suite. La fusion dangeardienne ne

peut être suivie en détail, car pendant qu'elle se produit les limites des noyaux deviennent tout à fait indistinctes et le protoplasme lui-même est fortement chromatique. Le noyau double qui mesure environ 6 à 7 μ présente, à l'état quiescent un réseau chromatique et un nucléole. L'évolution nucléaire de l'asque est beaucoup plus difficile à suivre chez les *E. cervinus* et *variegatus* que chez l'*Ascoscleroderma*. Néanmoins nous avons pu retrouver quelques figures de prophases rappelant celles que nous avons observées chez ce dernier.

Le seul stade de mitose que nous ayons constaté est une fin de télophase de la seconde division.

L'*Elaphomyces cervinus* étant peu propice à cette étude, nous nous adresserons à l'*E. Leveillei* pour suivre l'évolution nucléaire à l'intérieur de l'asque.

EVOLUTION NUCLEAIRE DE L'ASQUE CHEZ L'*Elaphomyces Leveillei* TUL.

Les hyphes ascogènes sont plus gros que chez les espèces précédentes et mesurent 5 μ de diamètre. Les asques ovoïdes sont aussi de plus grande taille ; enfin le noyau double peut atteindre d'assez fortes dimensions (9 μ) ce qui en fait un matériel de choix pour l'étude. Tous les aspects que nous avons rencontrés se rapportent à la prophase. Comme nous l'avons fait pour l'*Ascoscleroderma* nous les décrirons sans préjuger de leur place dans l'évolution.

Le spirème, d'abord continu (pl. IX, fig. G. H.), se fragmente en huit segments relativement peu épais (pl. IX, fig. L.) c'est le stade leptonéma des auteurs. Nous avons trouvé également un stade pachynéma très net où le noyau montre quatre filaments épais aux contours déchiquetés qui parfois semble présenter un début de division longitudinale (pl. IX, fig. J. K.). Enfin un aspect très fréquent est plus difficile à interpréter. Le noyau, qui s'est énormé-

ment dilaté contient huit très courts bâtonnets épais, parfois rétrécis en leur milieu, ce qui leur donne un aspect d'haltères. Ces bâtonnets, assez semblables à des chromosomes définitifs sont dispersés au milieu de nombreuses granulations parmi lesquelles il est peu aisé de distinguer le nucléole (pl. IX, fig. M. N. O.).

Quoi qu'il en soit du sens de ce dernier aspect, il est évident que la prophase du noyau de l'asque présente là encore tous les caractères qui définissent les préliminaires d'une mitose hétérotypique.

Comme chez tous les Ascomycètes le noyau de l'asque est bien un noyau double de fécondation et l'asque est l'unique lieu où s'accomplit la karyogamie.

Les noyaux provenant des trois divisions de l'asque sont très semblables. Ils ne diffèrent que par leur taille décroissante. Leur nucléole est très net et leur réseau chromatique extrêmement fin. Le protoplasme contient de nombreuses précipitations métachromatiques (pl. IX, fig. Q.).

FORMATION DES SPORES CHEZ L'*Elaphomyces Leveillei* TULASNE.

Chez cette espèce nous avons pu suivre à peu près complètement le processus d'isolement des spores que HARPER a appelé « formation libre » (*free-cell formation*).

Les huit noyaux résultant de la dernière mitose sont disposés en cercle dans la calotte de protoplasme qui occupe la base de l'asque. Ils présentent tous un petit prolongement fin et chromatique qui forme un petit bec généralement tourné vers l'extérieur. La plupart du temps les filaments des asters ne sont pas visibles (pl. IX, fig. R. S. T.) cependant, dans des cas très rares, nous avons observé de fins sillons qui, partant de l'extrémité du prolongement nucléaire, délimitent autour du noyau un petit territoire circulaire de protoplasme correspondant à une spore (pl. IX, fig. T.).

Comme chez l'*Ascoscleroderma*, le protoplasme de la spore est d'abord largement réticulé et le noyau présente un fin réseau chromatique. Ultérieurement les mailles du protoplasme se resserrent, les vacuoles se condensent et le nucléoplasme prend un aspect homogène. En même temps l'épaisse endospore hyaline est apparue et a pris un développement considérable.

DÉVELOPPEMENT DE L'EXOSPORE CHEZ LES *Elaphomyces*.

L'exospore est d'abord une mince membrane incolore qui s'épaissit puis se dédouble en deux zones dont l'une, qui est l'exospore proprement dite se colore, tandis que l'autre plus externe reste hyaline et semble avoir une consistance gélatineuse. C'est à l'intérieur de cette dernière enveloppe que se différencient les crêtes, qui, qu'elles soient libres comme chez l'*Elaphomyces cervinus* ou soudées comme chez l'*Elaphomyces Leveillei*, ornent la surface de l'exospore.

Les anciens auteurs [TULASNE] avaient identifié cette tunique mucilagineuse externe à un sac supplémentaire entourant chaque spore. C'est aussi cette substance qui maintient réunies les spores provenant d'un même asque après leur mise en liberté et qui, sans doute, permet à l'ascospore de continuer son développement en dehors de l'asque.

Chez l'*E. Leveillei* et *anthracinus* les crêtes de l'exospore font éclater, en se développant, la tunique externe mucilagineuse qui forme alors de petites calottes chromophiles irrégulièrement dispersées à la surface de la spore (pl. X, fig. O.).

ANOMALIES DIVERSES.

En dehors des réductions dans le nombre des spores, qui doivent être considérées comme normales chez beaucoup

d'*Elaphomyces* nous avons rencontré diverses anomalies parmi les nombreuses spores que nous avons pu observer. Comme chez l'*Hypogaeum* nous avons trouvé, chez l'*E. cervinus* des germinations précoces de caractère nettement tératologique. Des spores à des états très variés de développement, présentaient des ampoules ou des tubes germinatifs (parfois les deux) (pl. X, fig. P. Q. R.) mais dans tous ces cas le noyau ne participait jamais à ce bourgeonnement. C'est pourquoi nous ne pouvons les considérer comme des germinations normales.

Quant aux aspects décrits par G. MALENCON [63] comme des préliminaires de la germination, bien que nous n'en ayons jamais observés de semblables, ils nous semblent d'autant plus vraisemblables qu'ils reproduisent, dans leur grande ligne, la marche inverse de celle qu'ont suivie les spores au cours de leur formation (digestion centrifuge de l'endospore, dilatation du protoplasme, apparition de gouttelettes huileuses).

Nous avons trouvé quelquefois des spores doubles c'est-à-dire possédant des noyaux, des protoplasmes et des endospores bien distincts, mais réunis sous la même exospore (pl. X, fig. S.).

TROISIÈME PARTIE

LES MYCORHIZES DES ARBRES FORESTIERS ET LES ELAPHOMYCÉTÉES

Bien avant que FRANK eût créé le terme de mycorhize [32,33], l'attention des auteurs avait été attirée sur la présence de radicelles plus ou moins modifiées dans la *crusta* qui enveloppe fréquemment le périthèce des *Elaphomyces*.

Cette *crusta*, décrite pour la première fois par VITTADINI [93] ne laisse pas d'être fort hétérogène, suivant les espèces et même les individus. Tantôt les radicelles y dominant, comme c'est le cas pour les *Elaphomyces cervinus* et *variegatus*; tantôt c'est un mycélium abondant comme chez les *E. Leveillei* et *maculatus*.

Les relations qui existent entre les racines ainsi modifiées et les champignons donnèrent lieu à diverses interprétations.

Se fondant uniquement sur des caractères de morphologie externe TULASNE [88] émit l'opinion, dans son premier article sur les *Elaphomyces*, que le champignon était « un parasite des racines lesquelles, au lieu de s'atrophier, manifestaient au contraire une turgescence qui, le plus souvent, semble hors de proportion avec les besoins de l'hôte étranger ».

Quelque temps après, VITTADINI [94] objecta qu'il se pourrait tout aussi bien que les radicelles se nourrissent

aux dépens du champignon et la cause du développement particulier des radicelles serait justement la nourriture qu'elles emprunteraient au champignon.

En citant cette opinion, TULASNE, dans *Fungi Hypogei* [91] admet que sa première opinion sur le parasitisme des *Elaphomyces* est peut-être problématique mais il fait observer que, lorsque le champignon cesse de vivre, les radicelles meurent aussi au lieu de pénétrer dans son sein et d'épuiser sa substance. La nouvelle hypothèse qu'il émet c'est que la croissance des radicelles peut être favorisée par l'humidité que les *Elaphomyces* et leur mycélium retiendraient autour d'elles et par le gaz carbonique qu'ils exhameraient.

Ni VITTADINI, ni TULASNE n'avaient porté leur investigation sur la structure anatomique des radicelles modifiées; BOUDIER entreprit le premier cette étude [7] et arriva aux conclusions suivantes :

1^o La *crusta* manque chez beaucoup d'espèces d'*Elaphomyces*, chez d'autres elle est fort inconstante et les radicelles peuvent n'y tenir que très peu de place. Ce n'est donc pas l'obstacle créé par le péridium qui détermine la modification mais plutôt « *un effet spécial dû au mycélium sur les racines* ».

2^o La présence du mycélium sur les radicelles modifie la première couche de cellules sans pénétrer plus avant. La vitalité de la racine n'est pas atteinte, au contraire, elle est activée par la présence du mycélium déterminant l'afflux de sucs nourriciers.

Bien qu'il emploie le terme de parasitisme BOUDIER se prononce donc pour une association symbiotique. La racine profitant de l'existence, dans ces tissus, des hyphes du champignon qui, de son côté, vit des hydrates de carbone empruntés à la plante.

C'est également à la symbiose que conclut FRANK [32,33] tandis que REES (1885-1887) [77,79] qui fit une étude approfondie des *Elaphomyces* et de leurs relations avec

les mycorhizes des arbres forestiers pense qu'on a affaire à un cas de parasitisme.

Ce dernier auteur a, en particulier, précisé les relations de continuité entre le mycélium du champignon d'une part et celui qui enveloppe les racines d'autre part. Il a pu observer de jeunes périthèces en connexions étroites avec les radicelles. Comme BOUDIER, il a constaté que seules les premières couches de l'écorce sont envahies par le mycélium.

En 1894, P.-A. DANGEARD [48] en étudiant la truffe, retrouve et figure des mycorhizes présentant la même structure.

En 1901, LEWTON BRAIN [58] étudie aussi les mycorhizes des *Elaphomyces*. Pour lui le champignon n'est ni un symbiote, ni un commensal, mais un véritable parasite, qui arrive à détruire complètement l'écorce de la racine.

L. MANGIN [64] qui, en 1899, avait déjà fait paraître un article préliminaire sur les mycorhizes, consacre en 1910, un important travail aux mycorhizes des arbres forestiers et étudie en détail leur structure anatomique [65].

Les hyphes qui remplissent les espaces intercellulaires des cellules de l'assise pilifère (espaces créés par la destruction de la lamelle moyenne des membranes) y forment d'élégantes palmettes mais ne pénètrent jamais à l'intérieur des cellules. La mycorhize reste donc toujours ectotrophique.

Les cellules de l'assise pilifère sont modifiées, deviennent étroites et allongées. Elles sont inclinées à 45° de part et d'autre de l'axe de la racine.

Enfin la coiffe existe, et contrairement à ce qu'avait cru observer KAMIENSKI, elle ne s'exfolie jamais et persiste pendant toute la vie de la mycorhize.

Les mycorhizes de l'*Ascoscleroderma cyanosporum*.

Nous n'avions pas l'intention, lorsque nous avons entrepris l'étude des Elaphomycétées de faire porter nos recherches sur les mycorhizes de ces champignons. Ce n'est d'ailleurs pas les radicelles qui constituent la crusta des *Elaphomyces* mais bien plutôt celles qu'on trouve chez l'*Ascoscleroderma cyanosporum*, qui attirèrent d'abord notre attention tant par leur structure que par leur étrange position à l'intérieur du péridium.

En effet, et c'est un fait dont nous ne connaissons aucun autre exemple, et qui a complètement échappé à l'attention des auteurs (1), la région externe du *péridium* est parcourue dans sa partie basale par un système radiculaire présentant la structure des mycorhizes.

Ces mycorhizes sont d'abord extérieures au périthèce. On les trouve à la base de celui-ci, au milieu du chevelu mycélien. Elles sont entourées d'un manchon de *mycélium* aux parois épaisses et brunes. Certaines d'entre elles pénètrent dans le canal rempli de filaments non agrégés, qui, nous l'avons vu, s'ouvre à la base du jeune périthèce.

Comme ce canal arrive à être complètement obturé, la radicelle se trouve au milieu du *peridium* dans la couche externe lacuneuse et continue à s'y développer et à s'y ramifier pendant toute la vie de l'hôte. — Habituellement elle ne survit pas à la destruction de ce dernier (cette règle souffre de nombreuses exceptions). Il ne s'agit pas là de racines s'étant introduites par hasard à l'intérieur d'un champignon, mais, d'un cas général ; chaque périthèce contenant toujours de telles mycorhizes.

1. Au cours de l'impression de ce travail nous avons constaté que FONTANA [31] a figuré une mycorhize à l'intérieur du *peridium* de l'*Elaphomyces decipiens*.

STRUCTURE DES MYCORHIZES.

Avant d'aborder la description de l'anatomie de la radicle modifiée, nous dirons quelques mots du manchon mycélien qui entoure cette dernière. Son aspect et sa composition peuvent être très différents suivant la place qu'occupe la mycorhize.

Si celle-ci a pénétré à l'intérieur du cortex externe, elle est enveloppée d'une gaine de prosenchyme très semblable à celui qui forme la région interne du cortex. Quant aux radicules qui sont situées au milieu du mycélium, soit que celui-ci constitue le chevelu radicant, soit qu'il pénètre dans le canal basal des jeunes périthèces, leur manteau est composé d'un nombre variable (de 4 à 7) d'épaisseurs d'hyphes dont les cellules à parois brunes et épaisses sont très régulièrement stratifiées.

Quant aux racines elles-mêmes, l'examen des coupes transversales nous révèle, qu'en apparence du moins, leur structure se rapporte à deux types très différents que nous avons d'ailleurs retrouvés dans les radicules qui entrent dans la constitution de la crusta des *Elaphomyces*.

Un premier aspect, qui est d'ailleurs le moins répandu, montre une structure absolument symétrique. Autour d'un cylindre central normal et d'un endoderme, dont les cellules bourrées de composés phénoliques prennent intensément l'hématoxyline, on trouve une écorce dont les deux assises les plus externes (et non une seule comme nous pourrions nous y attendre d'après ce que nous avons vu plus haut) sont attaquées par les filaments mycéliens. Les cellules plus profondes en sont complètement indemnes.

Naturellement les hyphes du champignon ne pénètrent pas à l'intérieur des cellules, mais comme ils ont dissout la lamelle moyenne pectique des membranes, ils constituent une véritable enveloppe autour de chaque cellule en remplissant entièrement les espaces intercellulaires.

Enfin, autour de la racine, séparés des cellules de l'assise pilifère par des filaments mycéliens, on trouve les débris de la coiffe qui comme l'avait observé MANGIN [65] subiste bien tout le long de la radicelle mais les hyphes qui l'entourent et la traversent la rendent assez peu reconnaissable.

Le second aspect sous lequel nous trouvons les mycorhizes présente la particularité de ne pas présenter de symétrie axiale.

La structure du cylindre central, de l'endoderme, de l'écorce est normale ; tandis que l'assise pilifère a un aspect très particulier. En effet, si l'épaisseur de cette dernière reste sensiblement constante tout autour de la racine, il n'en est pas de même du nombre des cellules qui la constituent. Alors que d'un côté, elle est formée par une seule épaisseur de longues et étroites cellules, le côté opposé montre des rangées de deux à cinq petites cellules. L'espace entre ces deux régions extrêmes est rempli par des cellules de taille intermédiaire dont le nombre est naturellement inversement proportionnel à la grandeur (pl. XI).

Dans les radicelles étroitement appliquées contre le périthèce qui entrent dans la composition de la crusta des *Elaphomyces*, on pourrait être tenté de justifier cette dissymétrie en l'attribuant aux différences d'orientation des régions de la racine vis-à-vis du champignon. Ici une telle explication ne peut être maintenue puisque la racine se trouve dans un milieu homogène.

Ce n'est pas un cas isolé, puisque P.-A. DANGEARD en 1894 [48], MAC DOUGALL, en 1914 [66], ont observé et figuré des aspects analogues, le premier pour des radicelles de chêne infectées par le mycélium du *Tuber melanosporum*, le second pour des mycorhizes de *Carya*. Aucun de ces auteurs n'a d'ailleurs souligné le fait, ni tenté de l'expliquer.

Cette interprétation ne pouvait être fournie que par l'examen de coupes radiales. Ces dernières nous ont montré

que, conformément aux observations de MANGIN [64, 65], l'assise pilifère était formée d'une seule épaisseur de longues et étroites cellules inclinées en sens contraire de 45° sur l'axe. La racine est donc très sensiblement symétrique. Seuls les espaces intercellulaires de l'assise pilifère, qui évidemment ne fournit jamais de poils absorbants, sont occupés par des palmettes extrêmement fournies d'hyphes mycéliens, très faciles à observer surtout sur les coupes tangentielles qui n'intéressent que l'assise pilifère (pl. XII, fig. B).

Il suffit de jeter un coup d'œil sur les schémas de la figure 15 réalisés théoriquement d'après les procédés de la géométrie descriptive pour saisir la signification des coupes transversales dont nous avons décrit l'aspect en premier lieu.

Dans le 1^{er} cas, en effet, la coupe passe par le milieu d'une cloison et affecte les deux cellules qui lui sont adjacentes ce qui donne l'impression qu'il y a deux épaisseurs de cellules envahies par les filaments mycéliens, alors qu'en réalité, il n'y en a qu'une seule (fig. 15, 2).

Quant au second aspect pour le comprendre il faut s'adresser non plus à des coupes transversales normales à l'axe mais à des coupes obliques. En construisant théoriquement une telle section (fig. 15, 3) nous obtenons une structure presque identique à celle que nous avons trouvée réalisée dans la nature. Il est facile d'expliquer les différences de détails qui les séparent si l'on tient compte que, pour faciliter la construction déjà très compliquée d'une telle coupe il nous a fallu adopter les deux conventions suivantes :

1^o Les cellules sont des solides réguliers, géométriquement définis et disposés en verticilles (ce qui est faux) ;

2^o Le schéma reproduit un cas particulier dans lequel le plan de la section fait exactement 45° avec l'axe de la racine.

Pour les mêmes raisons l'aspect dissymétrique peut se

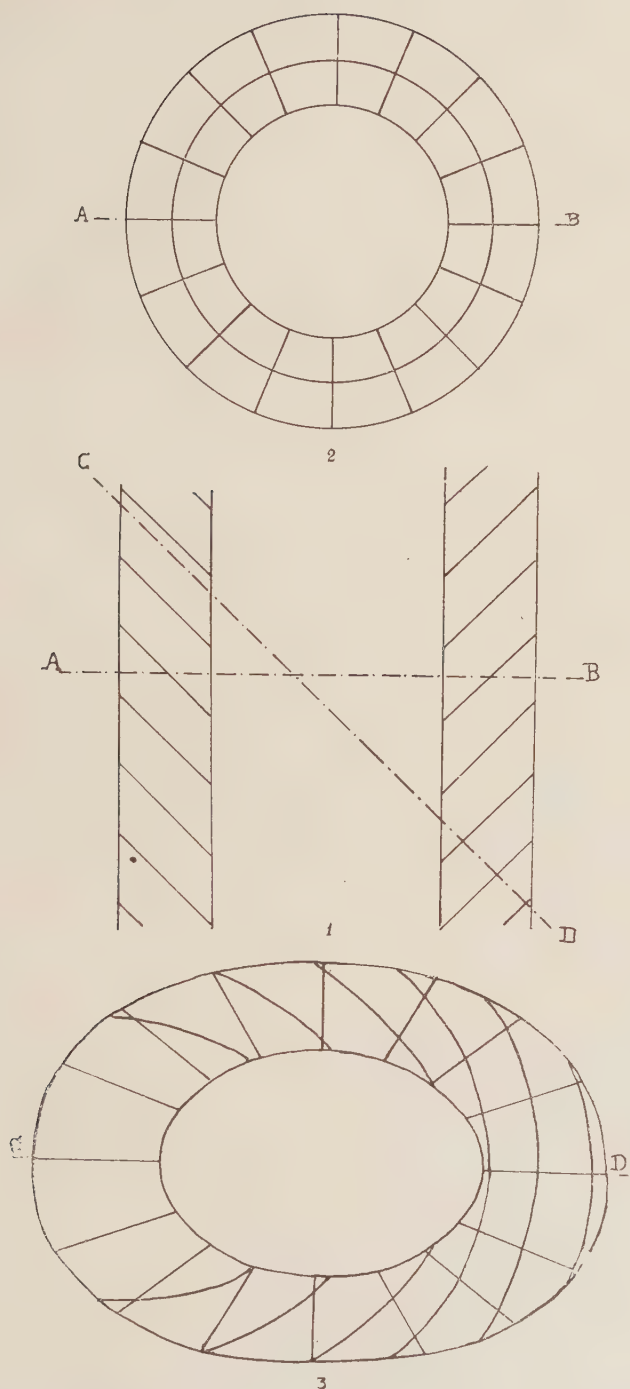


Fig. 15. — Schéma de la structure des mycorhizes. A. : coupe longitudinale ; B. : Coupe transversale faite suivant A.-B., normale par rapport à l'axe ; C. : coupe faite suivant C.-D., oblique par rapport à l'axe (le tracé de ces coupes a été réalisé théoriquement par les procédés de la géométrie descriptive).

retrouver non seulement dans des coupes obliques à contour elliptique (ce qui est d'ailleurs le cas le plus fréquent) mais aussi quelquefois dans des coupes transversales à contour circulaire. En effet, les cellules sont disposées sur une spirale et leur inclinaison sur l'axe, bien que restant généralement voisin de 45° est en réalité très variable.

En résumé l'aspect dissymétrique qu'on observe dans certaines coupes de mycorhizes n'est pas le fait d'une dissymétrie réelle de la racine, mais des conditions dans lesquelles a été faite la section. Alors que d'un côté de la racine la coupe ne passe que par une seule cellule, de l'autre côté au contraire elle rencontre une ou plusieurs cloisons inclinées et par conséquent sectionne les cellules qui leur sont adjacentes.

D'autre part, en même temps qu'elle empêche la formation des poils absorbants, la présence du champignon amène une modification dans la structure de l'assise pilifère. Cette action, comme d'ailleurs l'envahissement intercellulaire des hyphes mycéliens est strictement limitée à cette unique assise de cellules.

DÉVELOPPEMENT DES MYCORHIZES.

Comme nous l'avons déjà indiqué brièvement, les radicales incluses à l'intérieur du cortex ne semblent pas être gênées dans leur croissance. Elles s'allongent et se ramifient abondamment. La partie inférieure des périthèces âgées est souvent envahie par un lacs très compliqué de mycorhizes.

Les méristèmes fonctionnent activement et l'on peut rencontrer des divisions indirectes à l'intérieur de leurs cellules.

Quant aux hyphes mycéliens, qui pénètrent entre les cellules, ils ne semblent pas non plus créer de perturba-

tion dans le métabolisme cellulaire. Les noyaux, contrairement à ce qui se passe dans les tubercules des Légumineuses, ne présentent aucun signe, ni de dégénérescence, ni d'hypertrophie.

Un fait important à noter est que, ni les méristèmes, ni les tissus jeunes ne sont atteints par le parasite. C'est ainsi qu'une coupe longitudinale faite dans l'extrémité



Fig. 16. — Portion de coupe transversale d'une racine parasitée par les hyphes de l'*Ascoscleroderma cyanosporum*.

d'une radicelle montre trois zones. La première est celle du méristème où des cellules en voie d'active multiplication ne présentent aucune trace d'invasion fongique. Dans cette région la coiffe est bien reconnaissable et nous pouvons constater qu'elle ne s'exfolie pas, mais qu'elle se poursuit le long de la radicelle ; plus haut elle est aplatie, littéralement écrasée par les hyphes qui l'environnent. Cette zone, formée de petites cellules, dont le contenu est extrêmement chromophile, est suivie d'une région où les cellules présentent une structure normale et

ne sont pas encore envahies par le champignon. Ensuite vient la région à partir de laquelle commence l'infection.

Un autre exemple intéressant de l'impuissance du champignon à attaquer les tissus jeunes nous est fourni par l'étude de la ramification des mycorhizes.

Une radicelle se trouve au milieu du chevelu mycélien

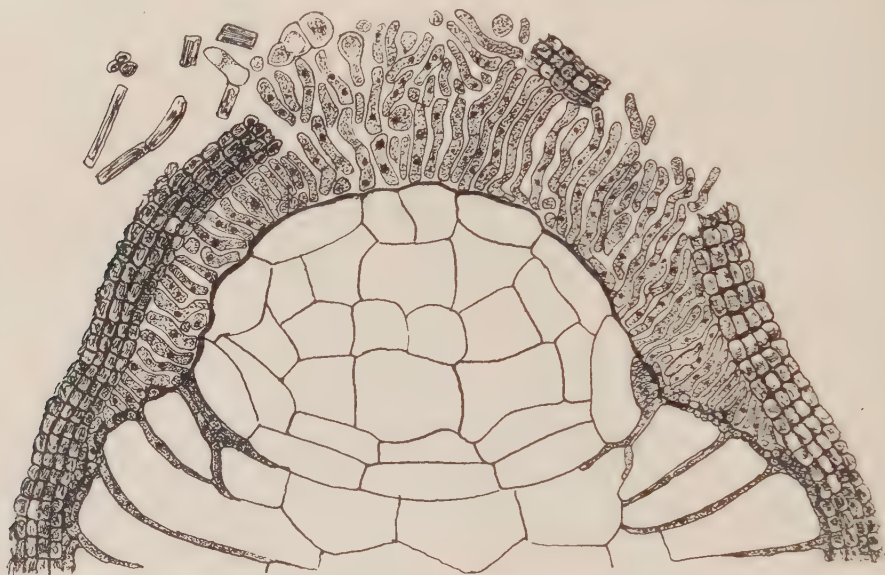


Fig. 17. — Prolifération des hyphes mycéliens déterminés par la résistance de tissus jeunes à l'infection.

basilaire. Elle possède tous les caractères que nous venons de décrire (manteau d'hyphes à parois brunes et épaisses, aspect dissymétrique, envahissement fongique intercellulaire). En outre, elle présente un début de ramification latérale. Or le bourgeon cellulaire, bien qu'il naisse au milieu d'hyphes mycéliens et qu'il traverse un tissu abondamment parasité est absolument indemne de toute infection.

Cependant les hyphes mycéliens se sont tellement multipliés à sa surface, qu'ils ont fini par rompre le fourreau de mycélium qui constitue l'enveloppe de la mycorhize et

par se développer à l'extérieur. Les amas ainsi formés ont une telle ressemblance avec des ébauches de jeunes périthèces qu'on peut se demander, mais ce n'est là qu'une hypothèse, si le mycélium des *Hypogaeum* ne vivrait pas normalement à l'intérieur des racines et si l'apparition des périthèces ne serait pas déterminée par une réaction de la racine semblable à celle que nous venons d'observer ?

Les jeunes radicelles latérales provenant du tissu non infecté du cylindre central, leur origine endogène peut contribuer à expliquer leur résistance à l'infection.

On peut aussi penser que les hyphes mycéliens sécrètent une diastase capable de dissoudre le ciment intercellulaire composé de pectates de chaux mais sans action sur la cellulose. Or les pectates de chaux faisant défaut dans les tissus jeunes, on comprend que le champignon ne puisse pénétrer entre les cellules et soit obligé de chercher une issue vers l'extérieur.

LES MYCORHIZES DES ELAPHOMYCES.

Les mycorhizes qui forment la crusta des *Elaphomyces* présentent une structure absolument semblable à celle qu'on trouve dans les *Ascoscleroderma*. Chez les différentes espèces, elles ne se différencient guère que par la constitution de leur manteau mycélien. Alors que, chez les *Elaphomyces cervinus* et *variegatus*, celui-ci est formé d'hyphes minces, disposés sans ordre et en tous points semblables à ceux qui constituent le mycélium avec lesquels d'ailleurs ils sont en continuité ainsi qu'avec le revêtement externe du voile.

Chez l'*Elaphomyces Leveillei*, les mycorhizes ont le même aspect que celles que nous avons rencontrées dans le mycélium des *Ascoscleroderma*. Elles sont entourées d'une gaine d'hyphes à cellules courtes, régulièrement disposées en lits successifs et dont les membranes don-

ment à la racine une couleur noire qu'avait bien remarquée TULASNE.

LE PARASITISME DES ELAPHOMYCÉTÉES.

Comme le montrent les divergences qui existent, à ce sujet, entre les différents auteurs, il est difficile de préciser la nature exacte de l'association radicelle-mycélium qu'on appelle une mycorhize. Toutefois nous ne pensons pas qu'il y ait véritablement symbiose ; sans doute le champignon tient la place des poils absorbants dont il a empêché la naissance, mais il ne semble pas que cette transformation favorise beaucoup la plante. C'est plutôt un cas de commensalisme, de parasitisme, bénin dans la plupart des cas, la présence du champignon n'entraînant aucune altération sensible dans la vie cellulaire. Quelquefois cependant comme l'avait signalé LEWTON-BRAIN [58], le mycélium peut arriver à détruire l'assise pilifère et à causer la mort de la radicelle.

De toute façon l'association est tout à l'avantage du champignon qui dissout et absorbe une partie de la membrane et se nourrit des hydrates de carbone de la racine.

Si cette dernière profite quelquefois d'un afflux de matières nutritives déterminé par l'excitation causée par la présence d'hyphes mycéliens, il nous semble abusif d'appeler symbiose ce qui n'est, en réalité, qu'une réaction de défense de la plante.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au cours de cette étude, de si profondes différences se sont révélées dans tous les domaines au sein de l'ancien genre *Elaphomyces* que nous avons été contraint de le disjoindre en deux nouveaux genres, les *Ascoscleroderma* d'une part, les vrais *Elaphomyces* de l'autre.

On peut évidemment se demander si les *Ascoscleroderma* presque épigés, dont les périthèces substipitées ont à leur base ascogone et trophogone et dont le tissu sporifère se développe d'une manière centripète et les *Elaphomyces* hypogés, ne possédant aucune polarisation, dont la gléba se développe du centre vers l'extérieur, n'appartiennent pas à des phylums complètement indépendants. Les caractères communs qu'ils présentent (en particulier la structure des asques et des ascospores) seraient le résultat d'un phénomène de convergence dû à l'identité du mode de vie.

Avant d'accepter ou de rejeter cette opinion il nous faut peser les principaux caractères différentiels sur lesquels elle est fondée et en apprécier la valeur. Comme parmi ces derniers ceux qui ont rapport au tissu sporigène sont, sans nul doute les plus importants, ce sont eux que nous examinerons tout d'abord.

1^o Présence d'organes sexuels vestigiaux. Nous avons vu que dans le premier genre, nous trouvons à la base du périthèce un ascogone et un trophogone, qui, comme d'ailleurs chez tous les Ascomycètes, ne jouent plus aucun rôle sexuel. On ne trouve rien de semblable dans l'autre genre. Cette différence n'est pas pour nous étonner puisque, dans un groupe aussi homogène que celui des Discomy-

cètes, nous trouvons à la fois des genres possédant ascogone et trophogone, d'autres n'ayant qu'un ascogone, d'autres enfin où tous vestiges d'appareil sexuel ont disparu. Même chez les Plectascales, les *Aspergillus* possèdent un ascogone et un trophogone, tandis que les *Penicillium* sont dépourvus de trophogone sauf le *P. vermiculatum* Dang. [22].

2^o Développement et aspect du tissu ascogène. Alors que le tissu ascogène des *Ascoscleroderma* forme un revêtement pseudohyménial qui recouvre les parois d'une cavité centrale unique qu'il remplit peu à peu, les hyphes ascogènes des *Elaphomyces* sont réunis en petites masses séparées, dont le développement est centrifuge. Ils donnent une véritable gleba dans laquelle on ne peut distinguer aucune espèce d'arrangement. Mais des faits analogues se rencontrent chez les Basidiomycètes, par exemple, chez les Agaricinées où certains genres sont hémiangiocarpes alors que d'autres très voisins sont gymnocarpes [55].

Quant à la disposition du tissu sporifère, un travail récent de MAUBLANC et MALENÇON [69] a montré que dans la famille des Plectobasidiées on trouve à la fois des genres à hyménium comme les *Battarea* et des genres à gleba comme les *Tylostoma* et les *Queletia*. Or cette famille est tout à fait l'homologue, chez les Basidiomycètes, de celle des Plectascales ou Plectascinées, à laquelle se rattachent les Elaphomycétées chez les Ascomycètes.

3^o Formation des Asques. Si les asques des *Ascoscleroderma* sont presque toujours terminaux, ceux des *Elaphomyces* au contraire sont, la plupart du temps, intercalaires. Différence assez peu importante, puisque c'est au même type Rectascé que ces deux processus doivent se ramener : Les deux noyaux d'un diplogamète passent dans le jeune asque et s'y fusionnent. D'ailleurs dans le groupe des Discomycètes MAIRE [62], puis GUILLIERMOND [46] ont rencontré jusqu'à trois modes différents dans la formation des asques.

Enfin, si les caractères différentiels basés sur l'aspect macroscopique de la partie stérile ou sur l'anatomie de cette dernière, sont particulièrement utiles pour distinguer des genres voisins, ils ne peuvent entrer en ligne de compte lorsqu'il s'agit de coupures plus importantes.

En revanche, la forme si particulière, l'ornementation si caractéristique des spores et surtout leur structure si constante et à peu près unique chez les Ascomycètes militent tout à fait en faveur d'une étroite parenté entre ces deux genres que nous plaçons dans la famille des Elaphomycétacées.

Pour ce qui est du troisième genre *Mesophellia* (BERKELEY) que DODGE y fait figurer, il n'est guère possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser ses affinités. En effet, ces champignons ne se trouvent qu'en Australie et n'ont jamais été étudiés cytologiquement. Les quelques renseignements que nous possédons sur leur structure indiquent la présence d'un ascogone et d'un trophogone, ce qui les rapprocherait plutôt des *Ascoscleroderma*.

Sans vouloir nous engager dans d'épineuses discussions phylogéniques nous pensons pouvoir indiquer la place qu'occupe la famille des Elaphomycétacées dans la classification et tenter de retrouver ses relations avec quelques familles voisines.

Les deux genres que nous avons étudiés sont issus, vraisemblablement d'un ancêtre commun, peut-être assez proche du genre *Aphanoascus* dont P.-A. DANGEARD [22] avait déjà signalé le caractère synthétique.

Ils ont évolué dans des sens différents. Tandis que les *Ascoscleroderma*, plus primitifs s'adaptaient à un mode de vie semi-épigée, les *Elaphomyces* devenaient des Hypogés vrais, hautement spécialisés et ne présentant plus aucune trace de polarisation.

Les premiers ont acquis une base stérile portant un chevelu mycélien par lequel se localisent les échanges

avec le milieu extérieur. Ils indiquent une organisation qui est réalisée chez les *Penicilliopsis* et les *Onygena*, Plectascales supérieurs pourvus d'un stipe.

Les seconds ont vu se développer et se compliquer leur voile qui, tout au moins pour les jeunes individus, reste en relation avec le mycélium par tous les points de sa surface.

Pour leur structure générale, comme pour le mode de développement du tissu ascogène, les *Elaphomyces* rappellent beaucoup les *Penicillium*.

Ce n'est donc pas parmi les Tubéracées dont la plupart de leurs caractères les éloigne, mais bien parmi les types les plus évolués du groupe des Plectascinéés ou Plectascales qu'il faut placer la famille des Elaphomycétacées.

RÉSUMÉ

Nous résumerons sommairement ici les résultats principaux auxquels nous ont conduit nos recherches.

1^o Aussi bien au point de vue anatomique, qu'au point de vue ontogénique, l'ancien genre *Elaphomyces* NEES. comprend au moins deux groupes bien distincts de Champignons, dont le tableau ci-dessous met en évidence les principaux caractères différentiels.

	<i>Elaphomyces</i>	<i>Ascoscleroderma</i>
Morphologie externe.	Pas de base stérile.	Présence d'une base stérile.
Anatomie.....	Voile bien différencié.	Voile peu différencié.
	Cortex à une seule couche.	Cortex à deux couches.
Ontogénie	Pas d'organes sexuels vestigiaux.	Organes sexuels vestigiaux non fonctionnels.
	Asques à formation intercalaire.	Asques à formation terminale.

2^o Nous avons fait l'étude de l'évolution nucléaire dans ces deux genres et pour la première fois, à notre connaissance, dans le groupe des Plectascales, nous avons pu observer avec certitude des figures nettes de mitoses.

3^o Nous avons suivi la formation des membranes sporiques et de leur ornementation.

4^o Nous avons décrit des phénomènes de germination précoce de spores, vraisemblablement de nature tératologique.

5^o Enfin, nous avons signalé dans le périidium de l'*Ascoscleroderma cyanosporum* (*Elaphomyces cyanosporus*), la présence de mycorhizes. Nous avons tenté de donner une explication de l'aspect que présentent ces racines parasitées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BARY (A. de). — Ueber die Fruchtentwicklung der Ascomyceten. Leipzig, 1863.
2. — Morphologie und Physiologie der Pilze. Leipzig.
3. — Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze. Leipzig, 1884.
4. BATAILLE (F.). — Flore analytique et descriptive des Tubéroïdées de l'Europe. Bull. Soc. Mycologique, XXXVIII, 4^e, 1922.
5. BECK (M.). — Ueber die Sporenbildung der Gattung *Phlyctospora*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., VI, 1884.
6. BONNIER (G.) et LAYENS (de). — Cours de Botanique. Paris, 1923.
7. BOUDIER (E.). — Du parasitisme probable de quelques espèces du genre *Elaphomyces*. Bull. Soc. Bot. de France, XXIII, 1876.
8. — Considérations générales et pratiques sur l'étude microscopique des Champignons. Bull. Soc. Mycologique, III, 1886.
9. BOURQUELOT (Em.). — Les matières sucrées contenues dans les Champignons. Bull. Soc. Mycologique, VIII, 1892.
10. BREFELD (O.). — Die Entwicklungsgeschichte von *Penicillium*. Bot. Unters. ü. Schimmelpilze, 2, 1874.
BROOK (Voir FRASER).
11. BUCHOLTZ (F.). — Zur Entwicklungsgeschichte des Tuberaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XV, 1897.
12. CHAMBERLAIN (C.). — Methods in Plant Histology, 2^e édition, Chicago, 1925.
13. CLEMENCET (M.). — Recherches sur le développement du périthèce dans le genre *Elaphomyces*. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. 187, 1928.
14. COOKE (M. C.). — Handbook of British Fungi. Londres, 1871.
15. CUTTING (E.). — On the sexuality and development of the ascocarp in *Aphanoascus carneus* (PERSOON). Annals of Botany, vol. XXIII, 1909.
16. DALE (E.). — On the morphology and cytology of *Aspergillus repens*. Annales Mycologici, VII, 1909.
17. DANGEARD (P.-A.). — Le reproduction sexuelle des Ascomycètes. Le Botaniste, série 4, 1894.
18. — La truffe. Le Botaniste, 4^e série, 1894.
19. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes. Le Botaniste, 5^e série, 1897.
20. — Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs. Le Botaniste, 9^e série, 1906.

21. — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, 9^e série, 1906.
22. — L'origine du périthèce chez les Ascomycètes. Le Botaniste, 10^e série, 1907.
23. — Recherches sur les tubercules radicaux des Légumineuses. Le Botaniste, 16^e série, 1926.
24. DANGEARD (P.). — Recherches sur l'appareil vacuolaire dans les végétaux. Le Botaniste, 15^e série, 1923.
25. DODGE (C. W.). — The higher Plectascales. Annales Mycologici, XXVII, 1929.
- Voir GAUMANN and DODGE.
26. DOP (P.) et GAUTIE (A.). — Manuel de Technique botanique. Paris, 1928.
27. EFTIMIU (P.) et KHARBUSH (S.). — Le développement des Périthèces et le phénomène de la réduction chromatique chez les Erésyphacées. Le Botaniste, 20^e série, 1928.
28. ENGLER (A.) und PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamillien, I Teil. I Abteil. Leipzig, 1897.
29. FAUL (J. H.). — Developpement of the Ascus and Spore formation in Ascomycètes. Proceed. Boston Soc. of. Natural History, 1905.
30. FISCHER in ENGLER and PRANTL.
31. FONTANA. — Ricerche intorno ad alcune species del genere *Elaphomyces*. Memorie della Academia del Scienze di Torino, série II, 1909.
32. FRANK (B.). — Ueber die auf Wurzelsymbiosen berichende Ernährung Gewissen Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., III, 1885.
33. — Neue Mittheilungen über die Mycorrhize. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell., III, 1885.
34. FRASER (H. C. J.). — On the sexuality and development of the ascocarp in *Lachnea stercorea*. Annals of Botany, XXI, 1907.
35. — Contribution to the cytology of *Humaria rutilans*. Annals of Botany, XXII, 1908.
36. (FRASER) GWYNNE-VAUGHAN (H. C. J.) and BARNES (B.). — The structure and development of the Fungi. Cambridge, 1927.
37. FRASER and BROOK. — Further studies on the cytology of the ascus. Annals of Botany, XXIII, 1909.
38. FRASER and CHAMBERS. — The morphology of *Aspergillus herbariorum*. Annales Mycologici, V, 1907.
39. FRASER and WELSFORD. — Cytology of the Astomycetes. Annals of Botany, XXII, 1908.
40. GAUMANN (E.). — Vergleichende Morphologie des Pilze. Iéna, 1926.
41. GAUMANN (E.) and DODGE (C. W.). — Comparative morphology of fungi. New-York, 1928.
42. GREGOIRE (V.). — La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, XXI, 1904.
43. — La structure de l'élément chromosomique en repos et en division. La Cellule, XXIII, 1906.

44. — La formation des « gemini » hérétotypiques dans les végétaux. La Cellule. XXIV, 1907.
45. GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude de la formation de l'épipleme et des asques des Ascomycètes. Revue générale de Botanique, XVI, 1904.
46. — Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. Annales Mycologici, III, 1905.
47. — Recherches sur la karyokinèse des Ascomycètes. Revue générale de Botanique, XVII, 1905.
48. — La question de la sexualité chez les Ascomycètes. Revue générale de Botanique, XX, 1908.
49. — Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Revue générale de Botanique, XXIII, 1911.
GWYNNE-VAUGHAN. — Voir FRASER.
50. HARPER (R. A.). — Beitrag zur Kenntniss der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Bericht. der Deutsch. Bot. Gesel., XIII, 1895.
51. — Kernteilung und freie Zellbildung. Jahrbuch. für wissensch. Bot., XXX, 1897.
52. — Cell division in Sporangia and Asci. Annals of Botany, XIII, 1899.
53. HARTIG (R.). — Über die symbiotischen Erscheinungen in Pflanzenleben. Bot. central Blatt, XXV, 1886.
54. HESSE. — Die Hypogæen Deutschlands, Halle, 1894.
55. KÜHNER (R.). — Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricinées. Thèse Paris et Le Botaniste, série 17, 1926.
56. LAGARDE (J.). — Contribution à la connaissance des Discomycètes charnus. Thèse Paris et Annales Mycologici, IV, 1906.
57. LANGERON (M.). — Précis de Microscopie. Paris, 1925.
58. LEWTON-BRAIN (L.). — *Cordyceps ophioglossoides*. EHRH. Annals of Botany, XV, 1901.
59. LOTSY (J. P.). — Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Algen und Pilze. Iéna. 1907.
60. MAIRE (R.). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse Paris et Bull. de la Soc. Mycologique, 1902.
61. — Recherches cytologiques sur le *Galactinia succosa*. Comptes rendus des Séances de l'A. des Sc., 1905.
62. — Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annales Mycologici, III, 1905.
63. MALENÇON (G.). — Les préliminaires de la germination des spores dans le genre *Elaphomyces*. Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences. 1929.
MALENÇON (G.). — Voir MAUBLANC.
64. MANGIN (L.). — Observations anatomiques sur les Mycorhizes. Volume du Cinquantenaire de la Société de Biologie, 1899.
65. — Les Mycorhizes des arbres forestiers. Nouvelles archives du Muséum, 5, 1910.
66. MAC DOUGALL (W. B.). — On the Mycorrhize of forest-trees. American Journal of Botany, 1914.

67. — Mycorrhiza of Coniferous trees. Journal of Forestry, 20, 1922.
68. MAUBLANC (A.) et MALENÇON (G.). — Sur la nature et l'organisation de la *gleba* du *Battarea Guicciardiniana*. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, 1930.
69. — Recherches sur le *Battarea Guicciardiniana*. Bull. de la Soc. Mycologique, XLVI, 1930.
70. MENIER. — Ascomycètes hypogés. Bull. de la Société des Sciences nat. de l'Ouest, 1895.
71. MOREAU (F.). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes. *Le Botaniste*, 12^e série, 1913.
72. MOREAU (M^{me} F.). — Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées, *Le Botaniste*, 13^e série, 1914.
73. MOREAU (F. et M^{me} F.). — Le développement du périthèce chez quelque Ascomycètes. *Revue générale de Botanique*, XLII, 1930).
- 73 bis — Les synapses des Champignons supérieurs. Bulletin de la Société botanique, 1930.
74. MENIN (E.). — Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst. Mycologisches Untersuchungen und Berichte von Falck. Cassel, 1923.
75. MULLER (P.-E.). — Bemerkungen über die Mycorrhize der Buche. *Botanische Central Blatt*, XXVI, 1886.
76. NARDI (R.). — Observations sur la caryocinèse chez quelques Ascomycètes. Bull. de la Société Mycologique, XLVI, 1930.
77. REES. — Ueber *Elaphomyces* und sonstige Wurtzelpilze. Ber. des Deutsch. Bot. Gesell., III, 1885.
78. — Weitere Mittelungen über *Elaphomyces*. Ber. des deutsch. bot. Gesel., III, 1885.
79. REES und FISCH. — Untersuchungen über bau und Lebensgeschichte der Hirschtruffel *Elaphomyces*. Bibliotheca Botanica, Cassel, 1887.
80. SACCARDO. — Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum. Padova
81. SARAW (G.). — Rodsymbiose og Mykorrhizen. Copenhagen, 1893.
82. — Sur les Mycohizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des arbres. *Revue Mycologique*, 1903.
83. SACHS (J.). — Lehrbuch der Botanik, Leipzig, 1868.
84. SCHRÖTER (J.). — *Elaphomycetacei* in Kryptogemenflora von Schlesien. Band. III, 2, 2, 1893.
85. SHARP. — An introduction to Cytology. New-York, 1926.
86. SOLMS LAUBACH (H.). — *Penecilliopsis clavariæformis*. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, 6, 1886.
87. STAHL. — Der Sinn des Mycorrhizen Bildung. Pringsheim Jahrbucher, XXXIV, 1900.
88. TULASNE (L.-R. et C.) — Observations sur le genre *Elaphomyces*. Annales des Sciences naturelles, 2^e série, XVI, 1841.
89. — Sur l'organisation et le mode de fructification des *Onygena*. Annales des Sciences naturelles-Botanique, 3^e série, III, 1844.
90. — *Selecta fungorum Carpologia*, t. I-III. Paris, 1861-1865.

91. — *Fungi Hypogei*. Paris, 1862.
92. VARITCHAK (B.). — Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes. Thèse Paris et Le Botaniste, 21^e série, 1931.
93. VITTADINI. — Monographia Tuberacearum, 1831.
94. — Monographia Lycoperdineorum, 1841.
95. ZOPF (W.). — Die Pilze in morphologischer, biologischer, physiologischer und systematischer Beziehung. Breslau, 1890.

PLANCHE I

Ascoscleroderma (Elaphomyces) cyanosporum.

- Fig. A. — Très jeune ébauche de périthèce. Au milieu du Peridium peu différencié on voit le massif ascogonial, au centre duquel on distingue le trophogone. A droite, dans le mycélium, une coupe de mycorhize.
- Fig. B. — Jeune périthèce. Une cupule prosenchymateuse entoure le massif ascogonial dont les cellules sont vides de leur protoplasme. Apparition de la cavité centrale et des hyphes ascogoniaux. Le voile est individualisé.
- Fig. C. — Dislocation des vestiges du massif ascogonial. Différenciation des deux couches du cortex. Développement des hyphes ascogoniaux.
- Fig. D. — Jeune périthèce ayant acquis sa forme et sa structure définitive. Développement des pelotons d'hyphes ascogènes et disparition des vestiges de massif ascogonial.

Fixation : Bouin. *Coloration* : Hématoxyline.

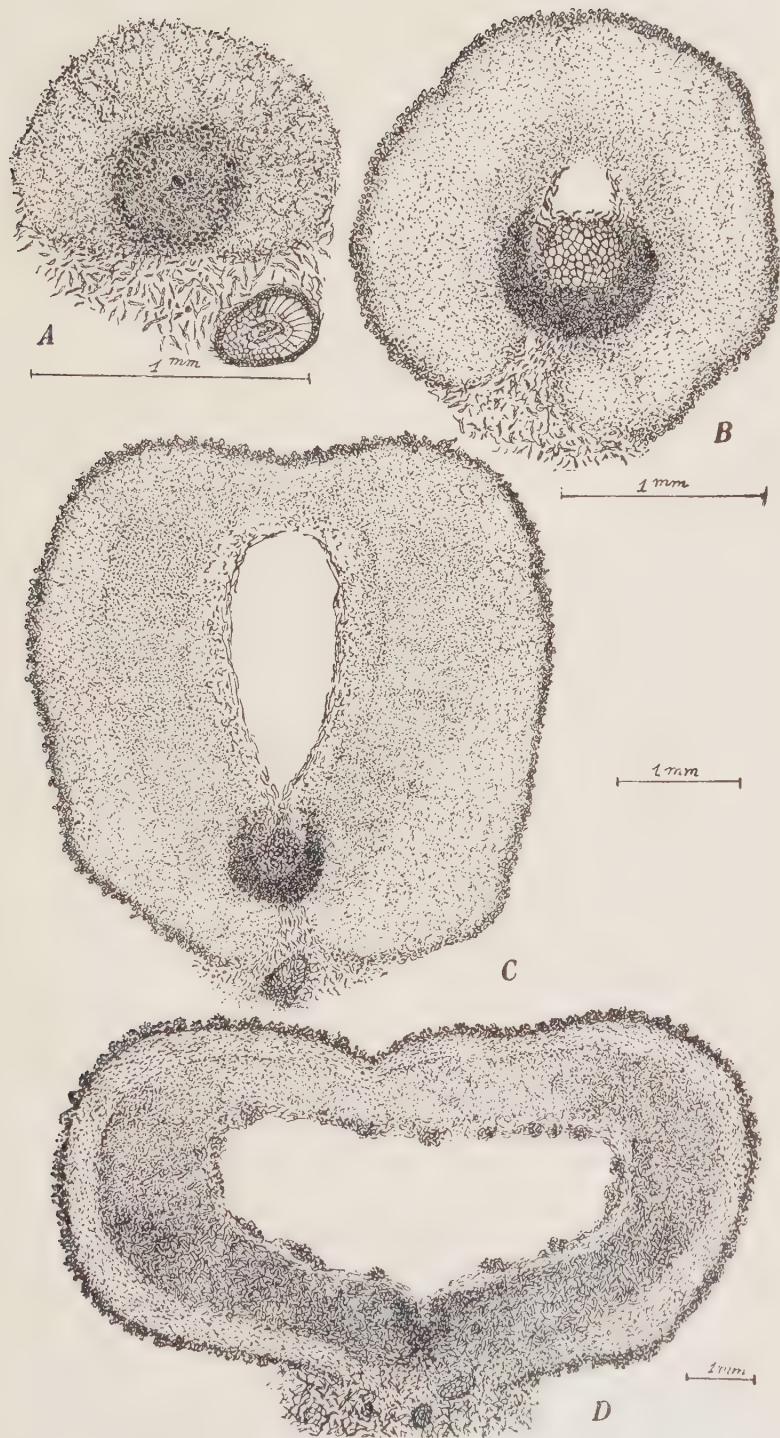


PLANCHE II

Ascoscleroderma (Elaphomyces) cyanosporum.

- Fig. A, B, C. — Hyphes ascogoniaux multinucléés dont les noyaux ont l'aspect de gros caryosomes.
- Fig. D, E. — Hyphes ascogoniaux dont les noyaux présentent un nucléole distinct.
- Fig. F. — Hyphes ascogoniaux âgés situés dans la couche sous-hyméniale d'un périthèce adulte.
- Fig. G, H, I. — Hyphes ascogènes à articles binucléés.

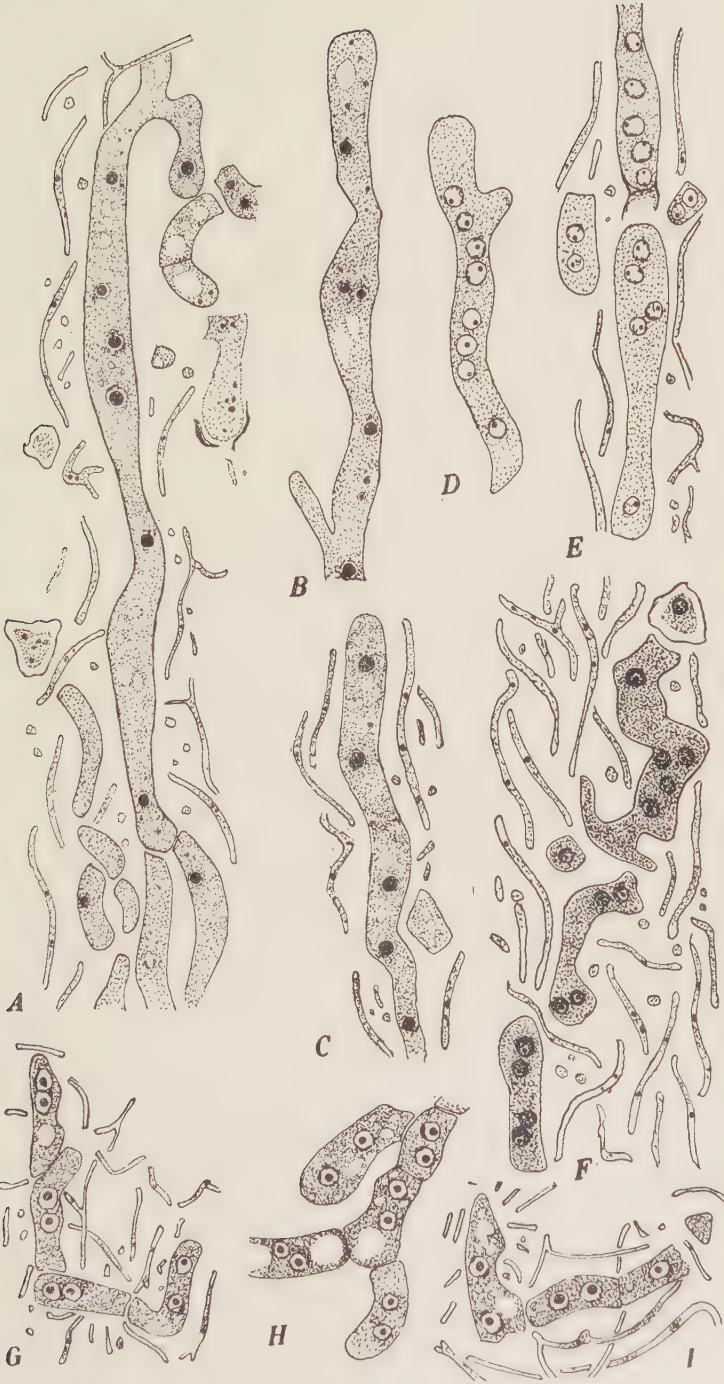


PLANCHE III

Ascoscleroderma (Elaphomyces) cyanosporum.

Fig. A à M. — Jeunes asques à différentes étapes de leur développement.



PLANCHE IV

Ascoscleroderma (Elaphomyces) cyanosporum.

Fig. A à Q. — Différents aspects du noyau double durant la prophase.

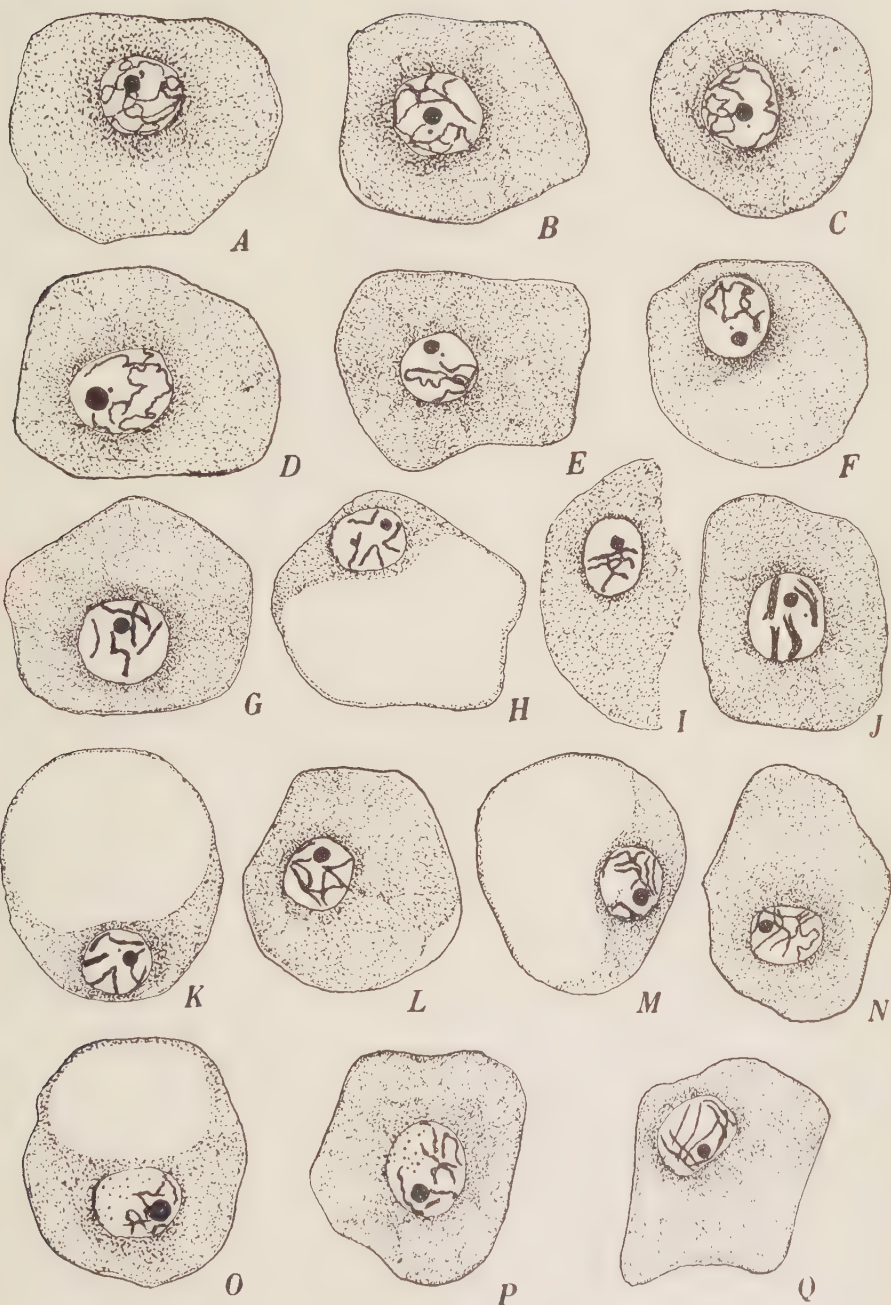


PLANCHE V

Ascoscleroderma (Elaphomyces) cyanosporum.

Fig. A. — Fin de télophase de la première division du noyau double.

Fig. B, C. — Asques binucléés après la première mitose.

Fig. D, F. — Métaphases de la seconde mitose.

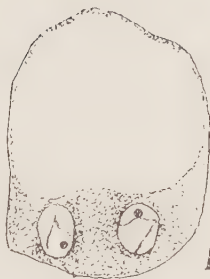
Fig. E, G, H. — Asques à quatre noyaux après la seconde mitose.

Fig. I. — Asque à huit noyaux après la troisième mitose.

Fig. J, K, L. — Asques contenant leurs 8 jeunes spores.



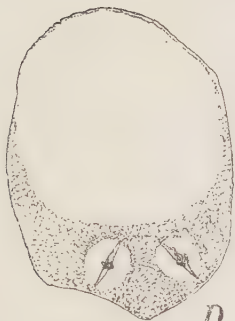
A



B



C



D



E



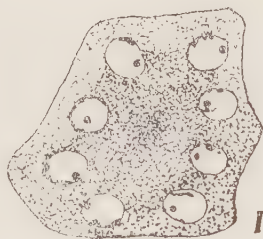
F



G



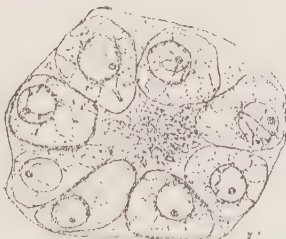
H



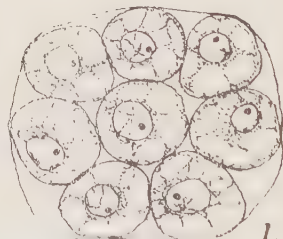
I



J



K



L

PLANCHE VI

Ascoscleroderma (*Elaphomyces*) *cyanosporum*.

- Fig. A à I. — Développement des spores d'*Ascoscleroderma* et de leur ornementation.
- Fig. J à K. — Spores adultes d'*Ascoscleroderma* (coupe optique et ornementation de l'exospore). N : noyau ; P : protoplasme ; En : endospore ; Ex : exospore.
- Fig. L. — Spore binucléée (exceptionnelle).
- Fig. M à S. — Germinations précoces d'origine tératologique de spores d'*Ascoscleroderma*.
- Fig. T, U. — Asques contenant des spores anormales.

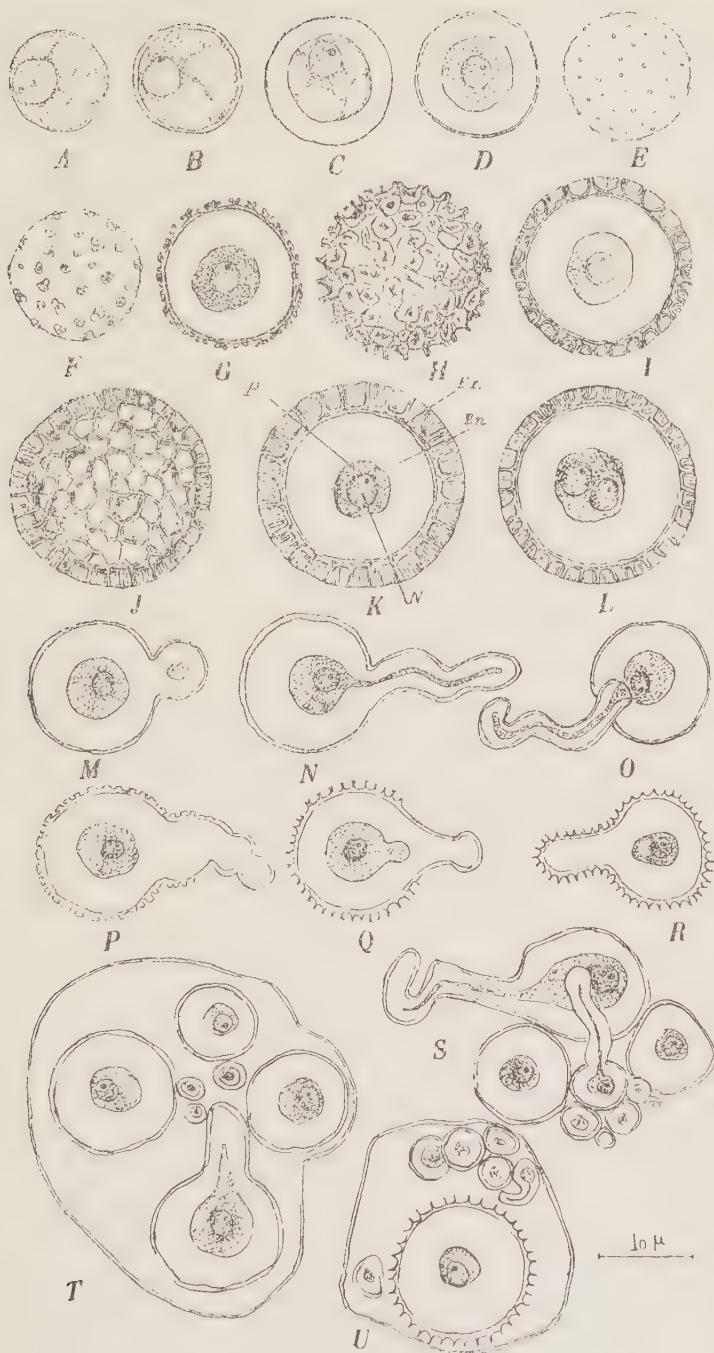


PLANCHE VII

Elaphomyces.

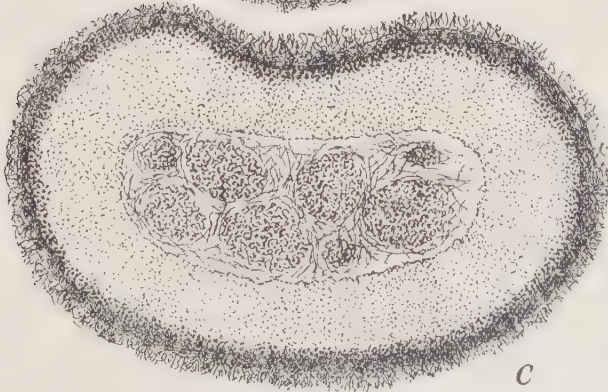
- Fig. A. — Coupe radiale d'un très jeune périthèce d'*Elaphomyces cervinus*.
Fig. B. — Coupe radiale d'un jeune périthèce d'*Elaphomyces variegatus*.
Fig. C. — Coupe radiale d'un jeune périthèce d'*Elaphomyces Leveillei* ;
(le mycélium forme un revêtement continu à la surface du voile).



A



B



C

PLANCHE VIII

Elaphomyces cervinus.

Fig. A à K. — Hyphes ascogènes binucléées et jeunes asques.

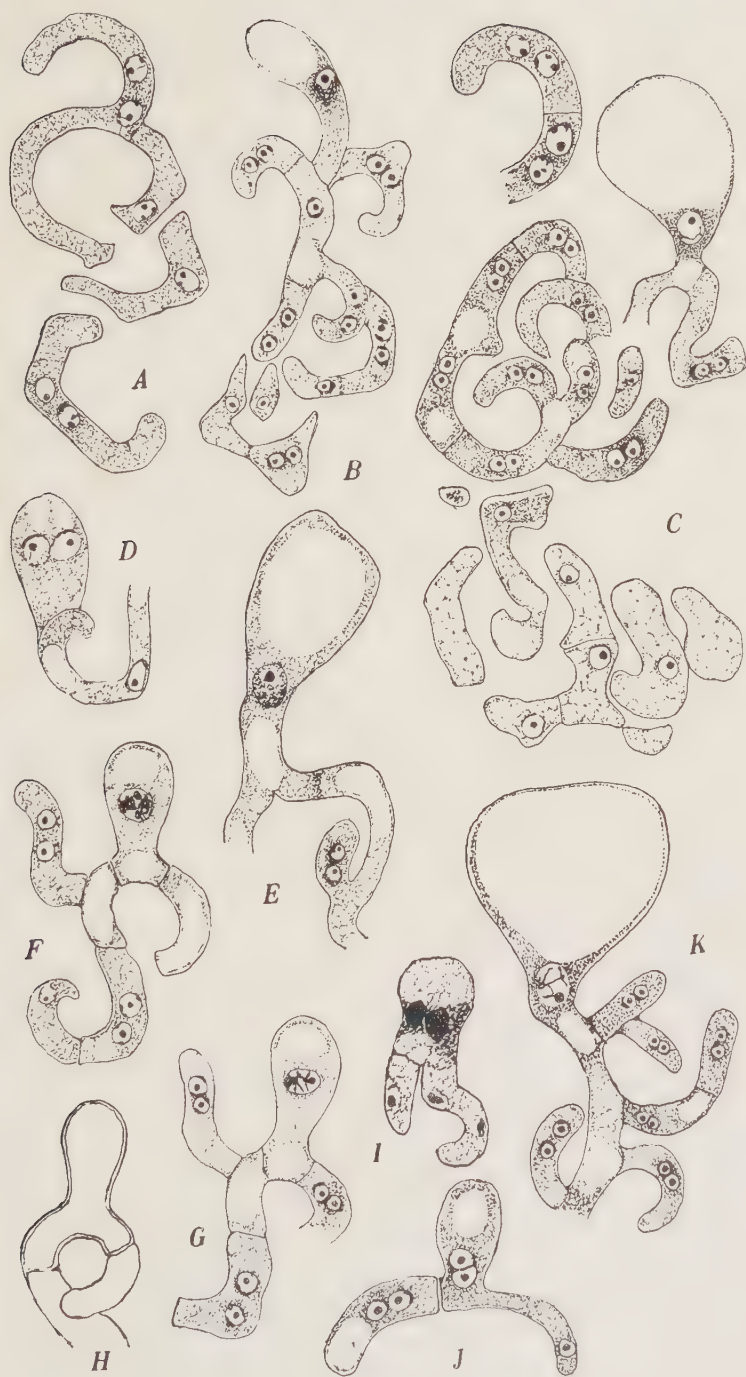


PLANCHE IX

Fig. A à F. — *Elaphomyces cervinus*.

Fig. A, B. — Prophase du noyau double de l'asque.

Fig. C. — Asque binucléé après la première mitose.

Fig. D. — Fin de Téléphase de la seconde division.

Fig. E. — Asque à quatre noyaux après la seconde division.

Fig. F. — Asque à huit noyaux après la troisième mitose.

Fig. G à U. — *Elaphomyces Leveillei*.

Fig. G à O. — Différents aspects du noyau double pendant la prophase de la première mitose de l'asque.

Fig. P. — Asque binucléé après la première mitose.

Fig. Q. — Asque à quatre noyaux après la seconde division.

Fig. R à U. — Asque à huit noyaux.

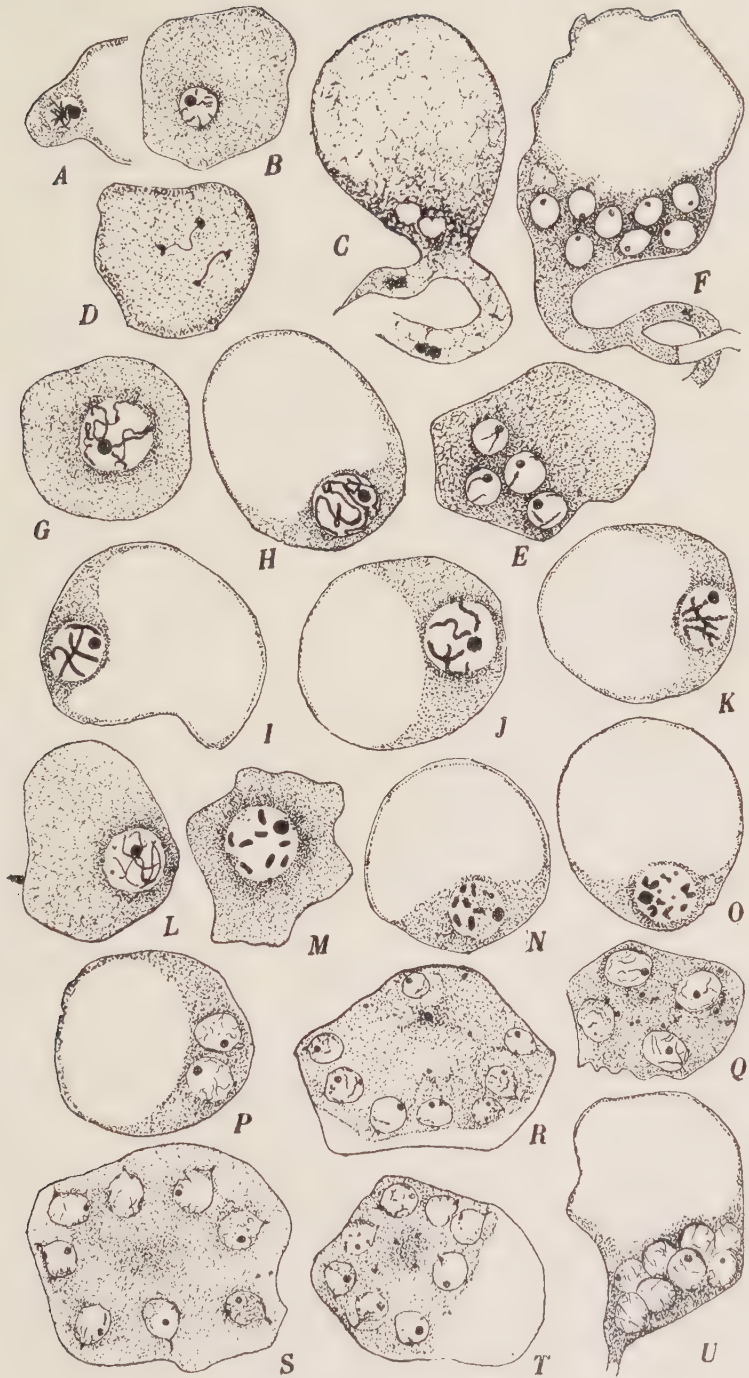


PLANCHE X

Elaphomyces.

- Fig. A, B, C, D. — Développement des spores d'*Elaphomyces cervinus* et de leur ornementation.
- Fig. E, F. — Spores d'*Elaphomyces cervinus*. N : noyau ; n : nucléole ; P : protoplasme ; En : endospore ; Ex : exospore.
- Fig. G. — Filament du capillitium de l'*Elaphomyces Leveillei* (coloré au rouge neutre) V : vacuome ; Erg. : ergastome.
- Fig. H, I. — Spores jeunes d'*Elaphomyces Leveillei* (coloration vitale au rouge neutre) Vac : vacuome ; Erg : ergastome.
- Fig. J. — Spore d'*Elaphomyces cervinus* (coloration vitale au rouge neutre) vac. : vacuome.
- Fig. K. — ornementation de l'exospore de l'*Elaphomyces variegatus*.
- Fig. L. — ornementation de l'exospore chez l'*Elaphomyces echinatus*.
- Fig. M. — ornementation de l'exospore chez l'*Elaphomyces anthracinus*.
- Fig. N. — ornementation de l'exospore chez l'*Elaphomyces Leveillei*.
- Fig. O. — Spore jeune d'*Elaphomyces Leveillei*.
- Fig. P, Q, R. — Germinations anormales de spores d'*Elaphomyces cervinus*.

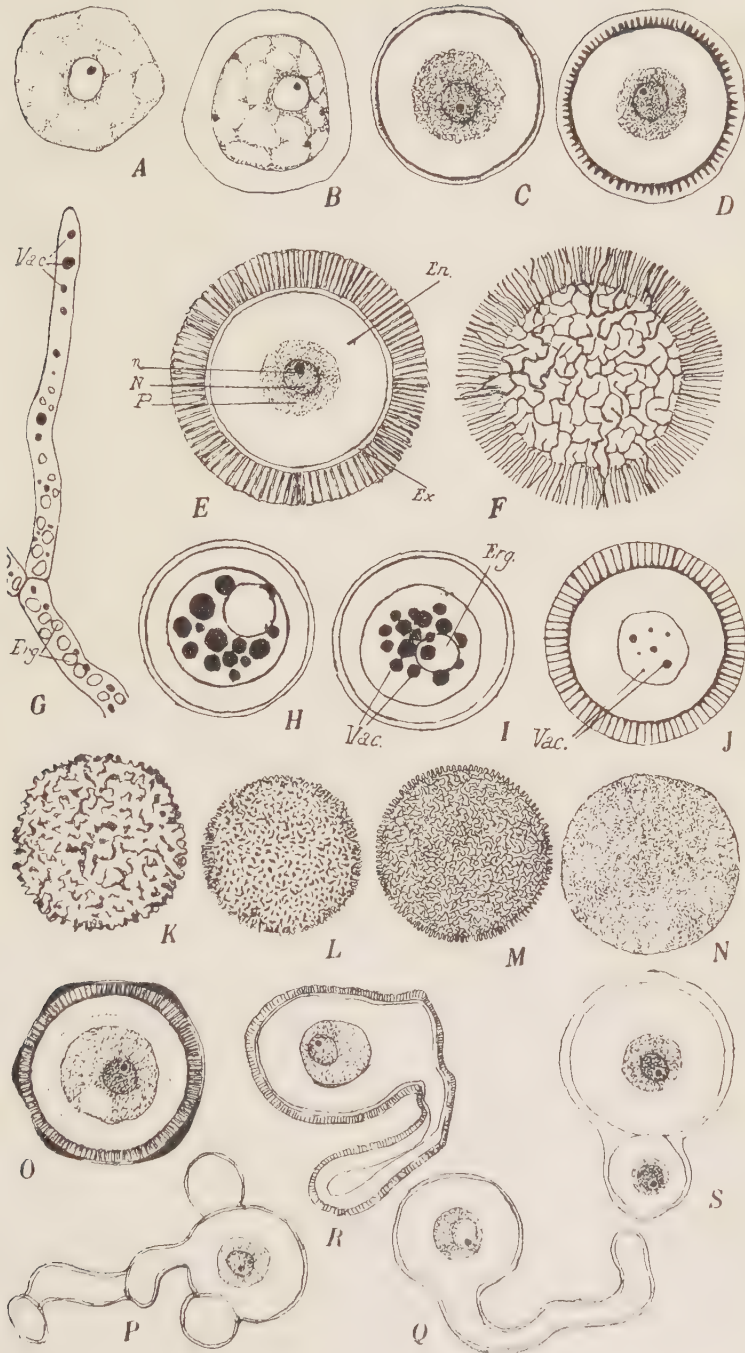


PLANCHE XI

Coupes transversales de mycorhizes.

Fig. A. — Aspect symétrique.

Fig. B. — Aspect dissymétrique.

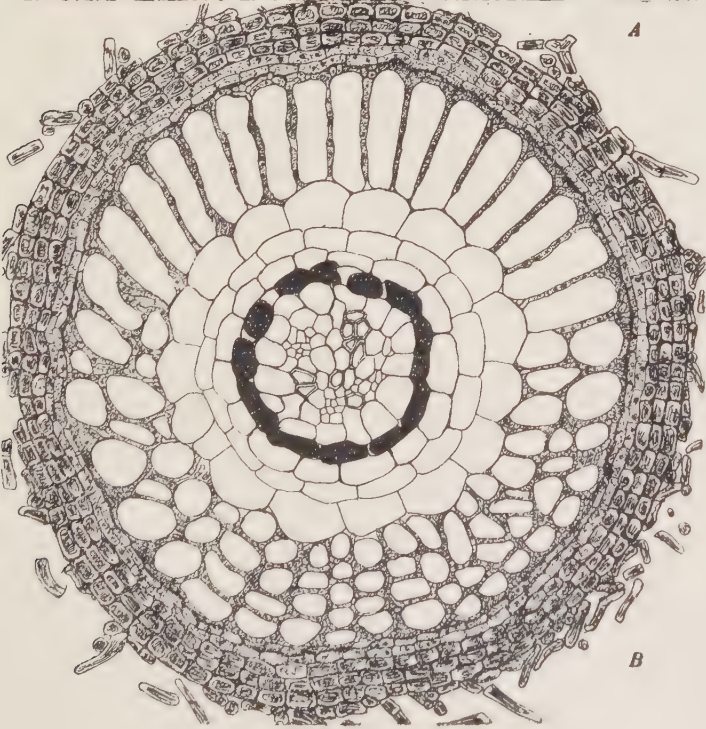
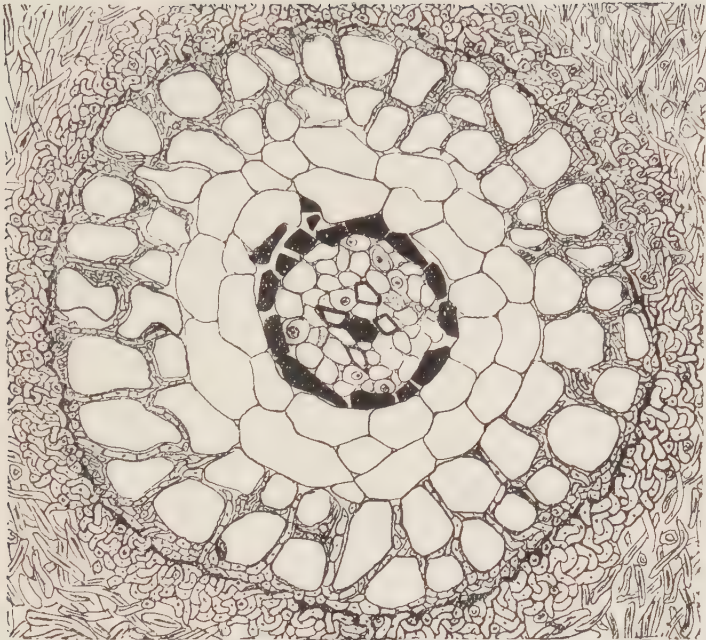
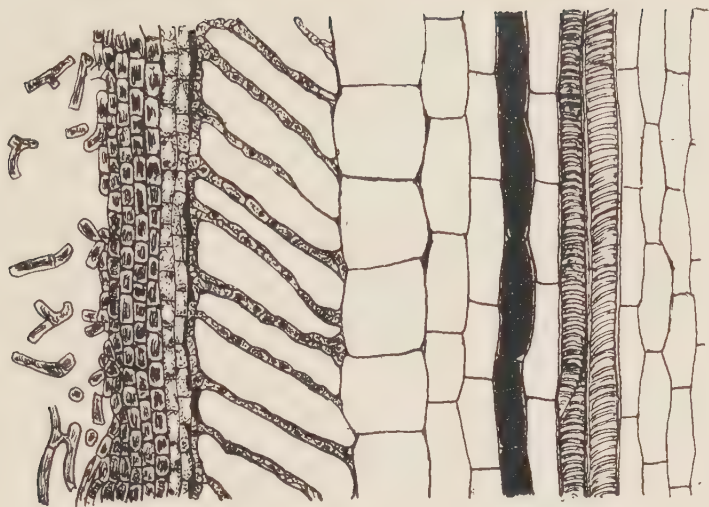


PLANCHE XII.

Mycorhizes dues à l'*Ascocladerma cyanosporum*.

Fig. A. — Coupe longitudinale radiale dans une racine parasitée entourée d'un manchon mycélien.

Fig. B. — Coupe longitudinale tangentielle à travers l'assise pilifère d'une mycorhize.



A



B

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE	3
INTRODUCTION	5
TECHNIQUE.....	8
TERMINOLOGIE	10
CLASSIFICATION	12
PREMIÈRE PARTIE. — Le genre <i>Ascoscleroderma</i>	14
Chapitre premier : Structure anatomique de l' <i>Ascoscleroderma</i> <i>cyanosporum</i>	15
Chapitre II : Développement du Périthèce.....	21
Chapitre III : Développement du tissu sporigène	27
DEUXIÈME PARTIE. — Le genre <i>Elaphomyces</i>	37
Chapitre IV. — Structure anatomique du Périthèce.....	38
Chapitre V : Développement du Périthèce.....	46
TROISIÈME PARTIE. — Les Mycorhizes des arbres forestiers et les Elaphomycétées	58
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	71
RÉSUMÉ.....	75
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	77
PLANCHES HORS TEXTES.....	82

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**Zoologie. — Les organes symbiotiques chez
les Insectes.**

Géologie. — Trilobites.

Vu et approuvé :

Paris, le 3 février 1932.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

